

P 3835

ISSN 0395-7217

Septembre 1987
Trimestriel

fascicule

3

BULLETIN

D'ÉCOLOGIE



Tome

18

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1986 :

Président : M. LAMOTTE, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75231 Paris Cedex 05.

Vice-Présidents : Z. MASSOUD, Laboratoire d'Écologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

P. LOSSAINT, CNRS, CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

Présidents honoraires : G. LEMÉE, P. GRISON, J.A. RIOUX, CL. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, P. PESSON, G. RICOU.

Secrétaire Général : P. BLANDIN, Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

Secrétaire Générale adjoint : Mme C. JEANSON, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

Trésorier : F. DE BEAUFORT, Secrétariat Faune-Flore, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05.

Trésorier adjoint : R. GUYETANT, Laboratoire d'Écologie Animale, Faculté des Sciences, La Bouloie, 25030 Besançon Cedex.

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la Publication : Secrétaire Général

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Écologie Générale, 4, avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

Conseil pour l'année 1986 :

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

de BEAUFORT F. (adresse ci-dessus).

BELLAN G., Station Marine d'Endoume, CNRS, rue Batteries des Lions, 13007 Marseille.

BLANDIN P. (adresse ci-dessus).

BOUDOURESQUE C., Laboratoire de Biologie Végétale, UER des Sciences de la Mer et de L'Environnement, Luminy — 70, route de Léon Lachamp, 13288 Marseille Cedex 2.

BOURNAUD M., Département de Biologie Animale et Écologie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

CARBIENER R., Botanique et Cryptogamie, UER des Sciences Pharmaceutiques, Université Louis Pasteur, B.P. 10, 67048 Strasbourg Cedex.

CORRE J.J., Laboratoire de Systématique et de Géobotanique méditerranéennes, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonnet, 34060 Montpellier Cedex.

DELPECH R., 1, rue Henriette, 92140 Clamart.

ELKAIM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, 12, rue Cuvier, 75005 PARIS.

EUZET L., Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

GILLOT B., Laboratoire de Biologie Végétale, Université Scientifique et Médicale de Grenoble, B.P. 53, 38041 Grenoble Cedex.

GIRARD C., Botanique-Écologie Végétale, Institut National Agronomique, 78850 Thiverval-Grignon.

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex

GUYETANT R. (adresse ci-dessus).

JEANSON C. (adresse ci-dessus).

LAMOTTE M. (adresse ci-dessus).

LEBRETON P., Département de Biologie Végétale, Laboratoire de Phytochimie (Systématique et Écologie), Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEGAY J.M., Département de Biologie Générale et Appliquée, Laboratoire de Biométrie, Université Claude Bernard, 43, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne Cedex.

LEVIEUX J., Station de Zoologie Forestière de l'INRA, Ardon, 45160 Olivet.

LOSSAINT P. (adresse ci-dessus).

MASSOUD Z. (adresse ci-dessus).

PERTHUISOT J.P., Laboratoire de Biogéologie et de Bios-tratigraphie; Institut des Sciences de la Nature, Université de Nantes, 2, rue de la Boussinière, 44072 Nantes.

RAPP M., CEPE Louis Emberger, route de Mende, B.P. 5051, 34033 Montpellier cedex.

TESTARD P., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05.

TOUFFET J., Laboratoire d'Écologie Végétale, Complexe scientifique de Beaulieu, 35042 Rennes Cedex.

Septembre 1987
Trimestriel

63835
fascicule 3

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 18 - N° 3 — Septembre —

ÉTAT DES RESSOURCES ET DÉGRADATION DE LA FORÊT MÉSOPIQUE
DE LA SIERRA TARAHUQUE — MICHUACÁN — MEXIQUE

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tél. 336.54.32

Tome 18

Bibliothèque Centrale Muséum



3 3001 00041546 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 18 - N°3 — Septembre —

SOMMAIRE

J.N. LABAT. — Structures et dégradations de la forêt mésophylle de pins de la Sierra Tarasque, Michoacan, Mexique	97
M. BARBERO, F. MIGLIORETTI. — Étude comparative de la densité et de l'architecture des peuplements de taillis de chêne vert et de chêne pubescent en situation pure et mixte	107
G. BELANDRIA, J. ASTA. — Les lichens bioaccumulateurs : régression de la pollution fluorée dans la vallée de la Romanche (Isère, France)	117
M. BONNEAU, E. DAMBRINE, C. NYS, J. RANGER. — L'acidification des sols	127
J. ARBEILLE. — Les cycles saisonniers des principales espèces de blattes (Dictyoptères, Blattaria) récoltées à Lamto (Côte d'Ivoire)	137
L. BIGOT, M. KABAKIBI. — Évolution spatio-temporelle de la composition et de la structure du peuplement frondicole sur chêne liège dans le massif des Maures (Var)	157
P. CONSTANT, P. BONNET, M.-C. EYBERT, J. HEDIN. — Importance des zones humides de la dépression briéronne pour l'avifaune aquatique. I. Reproduction et estivage	169
J. SEVRIN-REYSSAC. — Influence de l'upwelling nord mauritanien sur les fluctuations quantitatives du plancton à l'entrée de la baie du Lévrier	183
M. LOQUET, M. VINCESLAS. — L'activité cellulosique dans le tube digestif d' <i>Eisenia fetida andrei</i> Bouché. Applications à la biodégradation de déchets organiques	189
Tribune	203
Résumés de thèses	207
Analyse d'ouvrage	215

CONTENTS

J.N. LABAT. — Structures and degradations of the mesophilous pine forest of the Tarascan Sierra, Michoacan, Mexico	97
M. BARBERO, F. MIGLIORETTI. — Comparative analysis among density and architecture of holly and durmast oaks mixed or unmixed	107
G. BELANDRIA, J. ASTA. — Lichens as bioaccumulators : decrease of fluoride pollution in Vallée de la Romanche (Isère, France)	117
M. BONNEAU, E. DAMBRINE, C. NYS, J. RANGER. — Soil acidification	127
J. ARBEILLE. — Seasonal cycles of cockroaches (Dictyoptera, Blattaria) in the area of Lamto (Côte d'Ivoire)	137
L. BIGOT, M. KABAKIBI. — Spatio-temporal evolution of the composition and the structure of canopy population living on cork-oak in the Maures Mountains (Var)	157
P. CONSTANT, P. BONNET, M.-C. EYBERT, J. HEDIN. — Relations between marsh birds and the wet swamps of the basin of Briere (France, Loire Atlantique)	169
J. SEVRIN-REYSSAC. — Influences of the North Mauritanian upwelling on the quantitative variations of plankton in the entrance of the «baie du Lévrier»	183
M. LOQUET, M. VINCESLAS. — Cellulasic activity in the gut of <i>Eisenia fetida andrei</i> Bouché. Applying to the biodegradation of organic wastes	189
Tribune	203
Summary of theses	207
Book review	215

STRUCTURES ET DÉGRADATIONS DE LA FORÊT MÉSOPHILE DE PINS DE LA SIERRA TARASQUE — MICHOACAN — MEXIQUE

par Jean-Nöel LABAT

Centre d'Études Mexicaines et Centraméricaines — Mexico Sierra Leona 330 MEXOCO DF 11000 MEXIQUE
et Laboratoire de Botanique tropicale, Université de Paris VI, 12 rue Cuvier — 75007 PARIS

MOTS-CLÉS : Forêt mésophile de pins - structure - anthropisation.

KEY-WORDS : Mesophilous pine forest - structure - anthropisation.

RÉSUMÉ (Travail original)

Suite à une présentation floristique et écologique de la forêt mésophile de pins de la Sierra Tarasque, Michoacan, Mexique, l'auteur analyse les structures par taxons (au sens de ROLLET, 1974) des espèces arborées dominantes suivant le type et l'intensité de l'action anthropique : coupe de bois, gemmage, pâturage et incendies. Cette étude met en évidence l'héliophilie des espèces de pin dominantes, en particulier de *Pinus leiophylla*. Le gemmage intensif, le pâturage et l'action du feu, empêchant la régénération, sont responsables d'un vieillissement des populations. La forêt mésophile de pins peut être considérée comme un péniclimax.

SUMMARY (Original scientific paper)

Structures and degradations of the mesophilous pine forest of the Tarascan Sierra - Michoacan - Mexico.

After a floristical and ecological presentation of the mesophilous pine forest of the Tarascan Sierra, Michoacan, Mexico, the author analyses the structure by taxons (in the meaning of ROLLET, 1974) of the dominant arboreal species according to the type and the intensity of the anthropic action : wood cutting, extraction of resins, grazing and fire. This study makes conspicuous the heliophilous character of the pine dominant species, in particular *Pinus leiophylla*. The intensive extraction of resins, the grazing and the fire impede the regeneration and are responsible of the ageing of the populations. This mesophilous pine forest is certainly a "peniclimax".

I — INTRODUCTION

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'étude phytogéographique et écologique de la végétation du Nord-Ouest du Michoacan ; le Centre d'Études Mexicaines et Centraméricaines (CEMCA) ayant mis au point un programme de recherches multidisciplinaires, axé sur cet État du Mexique, depuis 1983. Le choix de l'étude des structures et des dégradations de la forêt mésophile de pins a été motivé par l'importance de ce groupement végétal dans la vie économique et sociale de la région et par la diversité des interprétations phytosociologiques que l'on trouve dans la bibliographie, sur l'existence et la dynamique des formations de pins du Mexique et d'Amérique Centrale. Certains auteurs, comme COOK (1909), BUDOWSKI (1959) et SANCHEZ et HUGUET (1959), les considèrent comme secondaires et soutiennent que l'intervention humaine, les incendies principalement, constituent un important facteur écologique qui contribue au maintien de ces conifères, face à la compétition d'autres espèces moins résistantes au feu. En revanche LOOCK (1950), MIRANDA (1952) et RZEDOWSKI et MAC VAUGH (1966), entre autres, considèrent le feu comme un acteur nocif pour beaucoup de forêts de pins en empêchant leur régénération.

La Sierra Tarasque, située au Nord-Ouest du Michoacan, État du Mexique occidental, fait partie de l'axe néovolcanique transmexicain, unité géomorphologique volcanique du centre du Mexique datée du plio-quaternaire (DEMANT, 1978, 1981) (Fig. 1). C'est une région avec une densité de population humaine assez élevée depuis l'époque précolombienne. La population actuelle est dominée par un groupe indigène, les Purhépechas, vestige de l'Empire de Tarasque qui dominait l'Occident du Mexique, à l'arrivée des espagnols. Ce groupe ethnique a toujours exploité les forêts de pins. Par exemple, la maison tarasque traditionnelle, une des plus confortables du Mexique indigène, est entièrement fabriquée en bois de pin, piliers et planches pour les murs et «tejamanil» ou bardeaux pour la toiture.

Le pâturage extensif (bovin et chevalin) et les incendies périodiques sont des facteurs de dégradation de la forêt apparus au moment de la conquête.

Dans un passé plus ou moins récent a commencé l'exploitation commerciale du bois de pin et de la résine. Pour la zone d'étude, *Pinus leiophylla* et *P. montezumae* ont un haut rendement en résine, *P. teocote* possède un bois de bonne qualité, mais toutes ces espèces sont gemmées et coupées.

Cette pression humaine, continue et croissante, fait qu'il n'y a plus, dans toute la Sierra, de stations vierges de dégradations causées par l'Homme.

* Reçu le 2 juillet 1986, accepté le 4 décembre 1986.



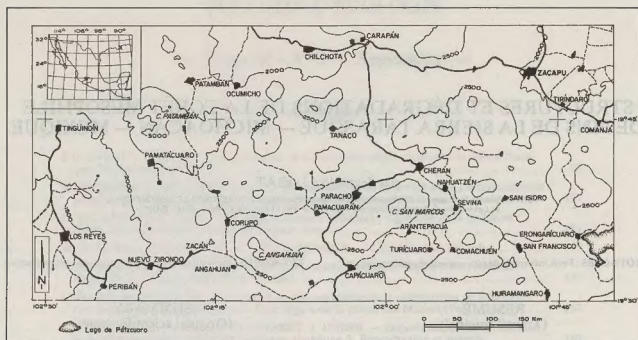


FIG. 1. — La Sierra Tarasque : localisation et topographie de la zone d'étude.

II — LA FORÊT MÉSOPHILE DE PINS DE LA SIERRA TARASQUE

II.1. Physionomie, structure verticale et floristique

Dans les stations peu perturbées c'est une forêt fermée, qui présente 4 strates :

— Strate arborée, toujours verte de 14 à 20 m de haut. Elle est constituée presque exclusivement par les espèces de pins suivantes : *Pinus leiophylla* Sch. et Cham., *P. teocote* Schl. et Cham., *P. montezumae* Lamb. et *P. michoacana* var. *cornuta* Martinez, appartenant toutes au sous-genre *Diploxylon* (MARTINEZ, 1948). Selon YEATON (1982), les deux premières espèces sont incluses dans la catégorie à aiguilles courtes et les deux dernières dans celle à aiguilles longues.

Les cônes sont petits (4 à 6 cm) et persistants chez *P. leiophylla* et plus ou moins caducs chez *P. teocote*, grands et caducs chez *P. montezumae* (MADRIGAL, 1982). Quelques chênes, *Quercus obtusata* Humb. et Bonpl., *Q. crassipes* Humb. et Bonpl. et *Q. laurina* Humb. et Bonpl. essentiellement, et *Arbutus xalapensis* H.B.K. peuvent établir une continuité entre cette strate et la suivante :

— Strate arborée basse, caducifoliée, de 8 à 12 m de haut, constituée par *Quercus* spp., *Arbutus xalapensis* et *Alnus jorullensis* H.B.K. ssp. *jorullensis*. Les feuilles des chênes sont de type mésophile, pratiquement glabres ou au contraire poilues à la face inférieure, dentées ou entières. Les chênes les plus fréquents sont : *Quercus obtusata*, *Q. crassipes* et *Q. subsapathulata* Trel. mais on rencontre également *Q. castanea* Née, *Q. laurina* Humb. et Bonpl., *Q. disophylla* Benth., *Q. crassifolia* Humb. et Bonpl., et *Q. rugosa* Née.

— Strate arbustive, basse, caducifoliée, de 2 à 3 m de haut avec, entre autres : *Baccharis heterophylla* H.B.K., *Buddleia* sp., *Senecio* spp., *Crataegus mexicana* Moc. et Sessé et *Verbesina sphaerocephala* A. Gray.

— Strate herbacée, inférieure à 1 m de hauteur, constituée essentiellement par des hémicryptophytes, chaméphytes thérophytes, donnant au sous-bois un aspect dénudé et jaunâtre caractéristique pendant la saison sèche. Notons les espèces suivantes :

- *Alchemilla procumbens* Rose
- *Baccharis pteronioides* DC.
- *Bromus carinata* Hook. et Arn.
- *Cestrum thyrsoides* H.B.K.
- *Cirsium conspicuum* (Don.) Sch. Bip.
- *Crotalaria rotundifolia* (Walt.) Gmelin
- *Cuphea jorullensis* H.B.K.
- *Cyperus* spp.
- *Desmodium* spp.
- *Hypoxis mexicana* Schlutes
- *Lasiarrhenum strigosum* (H.B.K.) I.M. Johnston
- *Lupinus* spp.
- *Muhlenbergia* spp.
- *Phacelia platycarpa* (Cav.) Spreng.
- *Phaseolus coccineus* L.
- *Physalis viscosa* var. *cinerascens* (Dun.) Waterf.
- *Piptochaetium virescens* (H.B.K.) Parodi
- *Piqueria trinervia* Cav.
- *Daucus montanus* Humb. et Bonpl.
- *Dioscorea minima* Rob. et Seaton.
- *Euphorbia* spp.
- *Fuchsia* spp.
- *Geranium* spp.
- *Gnaphalium americanum* Mill.
- *Helianthemum glomeratum* (Lag.) Lag. ex Dunal
- *Peridium aquilinum* (L.) Kuhn
- *Ranunculus petiolaris* H.B.K.
- *Salvia* spp.
- *Stevia* spp.
- *Tauschia nudicaulis* Schlecht.
- *Verbena* spp.
- *Viola ciliata* Schl.

L'existence, le recouvrement et la composition floristique

des strates, arborée basse et arbustive, sont sujets à des grandes variations suivant le type de perturbation.

II.2. Caractères écologiques généraux

Le climat de la forêt mésophile de pins est tropical subhumide à saison sèche moyenne, assez froid à froid, selon les critères de BAGNOULS et GAUSSEN (1953, 1957), utilisés par LABAT (1985). La pluviométrie moyenne annuelle est de 1000 à 1400 mm. La pluie est concentrée pendant l'été, avec un maximum en juillet et une saison sèche de 5 à 6 mois (décembre ou janvier à mai). Les températures moyennes présentent une amplitude diurne importante (12° à 14°) et une amplitude annuelle assez faible (3° à 6°). La température moyenne du mois le plus froid (janvier) est comprise entre 15° et 10°.

L'activité volcanique, qui a été au Michoacan occidental la plus importante de l'axe néovolcanique durant le dernier million d'années, a construit de très nombreux appareils monogéniques, (chacun avec un volume de lave émis assez faible), de rares volcans composites de type strato-volcan (exemple du cerro de Patamban à l'ouest de la dition, fig. 1) et des cônes de laves de plus petites dimensions (DEMANT, 1981). Le substrat géologique du groupement étudié, situé entre 2200 et 2700 m d'altitude, est ainsi constitué de roches ignées extrusives, du basalte essentiellement.

Les sols peuvent être peu profonds à profonds, le pH est compris entre 5 et 7,5, ce sont des andosols, rarement des lithosols.

La forêt mésophile de pins est en contact avec la forêt mésohygrophile de pins, dominée par *Pinus pseudostrobus* Lindl., au-dessus de 2700 m, et avec la forêt xérophile de chênes au Nord et la forêt thermomésophile de pins dominée par *Pinus michoacana* var. *cornuta*. *P. oocarpa* Schiede et *P. douglasiana* Martinez, au Sud, au-dessous de 2200 m.

III — STRUCTURES

Après l'étude de paramètres structuraux classiques, le terme de structure est employé ici au sens de ROLLET (1974) comme représentant les répartitions du nombre d'individus par classe de diamètres, pour la population d'un taxon donné. L'histogramme des aires basales (répartition de l'aire basale par classe de diamètres) a été superposé à celui des densités pour obtenir une meilleure représentation de la structure, une espèce pouvant être très abondante mais avec une aire basale faible et vice versa.

III.1. Méthodologie

Pour l'analyse des structures, 8 relevés de 2500 m² (50 × 50 m) ont été réalisés. Dans chaque carré, les diamètres à 1,30 m du sol (d.b.h.) de tous les arbres de plus de 5 cm de d.b.h. sont mesurés et le nom scientifique de chacun d'eux est noté. Les caractères externes du substrat de la végétation (altitude, exposition, nature et affleurement de la roche mère et type de sol) ont été enregistrés.

La station du relevé 83-10 effectué en août avait été brûlée durant la saison sèche. Ces incendies, parfois volontaires mais souvent accidentels (d'origine humaine dans la grande majorité des cas), sont assez bas et de faible intensité : ne détruisent pas complètement la forêt. Les arbres morts étaient toujours sur pied et leur écorce seulement noircie au feu, n'était pas entièrement brûlée. Ces derniers ont donc été mesurés pour étudier les conséquences immédiates de l'incendie sur le peuplement. 83-10v représente le relevé des individus vivants et 83-10t celui de toutes les tiges mortes ou vivantes.

Le tableau 1 donne la localisation et les caractères écologiques généraux de la station de chaque relevé. Une codifica-

TABLEAU 1
Caractères écologiques généraux des stations étudiées

	83-4	83-5	83-10	84-1	84-2	84-7	84-9	81-10
Localisation précise	6,6 km au S. de N.15 vers Erongari-cuaro	9km au N.O. d'Eron-gari-cuaro	10 km au S. de R. Seco	Cofradia Tirindaro	Pequena de Tirindaro	4 km à l'O. del pueblito	Uacalero Ocumicho	Coropshangaru Pamatacuaro
Municipalité	Erongari-cuaro	Erongari-cuaro	Cheran	Zacapu	Zacapu	Zacapu	Charapan	Los Reyes
Altitude	2320	2450	2300	2540	2450	2180	2500	2300
Exposition	E	E	S.O.	E	N	—	—	0
Affleurement de la roche mère	0	0	20 %	0	1 %	40 %	0	0

tion du type et de l'intensité de la dégradation pour chaque relevé permet de résumer l'anthropisation (tableau 2).

TABLEAU 2

Nature et intensité des facteurs de dégradation des stations étudiées

- Coupe : 1. absente, 2. ne concernant que quelques individus et irrégulière dans le temps, 3. importante, unique et ancienne, 4. importante, unique et récente.
- Gemmage : 1. absent, 2. faible, 3. moyen, 4. fort.
- Pâturage : 1. absent, 2. irrégulier, 3. moyen, 4. fort.
- Incendie : 1. absent, 2. trace d'incendie, 3. incendie récent.

numéro de station	Coupe	Gemmage	Pâturage	Incendie
83-4	1	4	4	1
83-5	1	2	2	1
83-10	2	1	2	3
84-1	2	4	2	2
84-2	4	1	2	1
84-7	3	1	2	1
84-9	2	3	3	2
84-10	3	1	2	1

Ces données ont permis de calculer, outre les histogrammes de structures, les paramètres suivants :

- la densité d en ind/ha et la densité relative dr en %,
- la fréquence relative fr en % (rapport du nombre de placettes élémentaires où une espèce est présente au nombre total de placettes),
- l'aire basale ab en m^2/ha et la dominance relative abr en %,
- l'indice de valeur d'importance $ivi = \frac{dr + fr + abr}{3}$ en %.

III.2. Résultats et discussion

III.2.1. Paramètres structuraux (Tableau 3)

Il est intéressant de noter que la densité totale à l'hectare est la plus basse pour les stations (relevés 83-4, 84-9, 83-5 et 84-1) où le gemmage représente la plus forte pression anthro-

pique. L'incendie a diminué de 37 % la densité totale à l'hectare dans le relevé 83-10. La densité totale la plus élevée (1024 ind/ha) est observée dans le relevé 84-7 effectué dans une station, ayant subi une coupe ancienne et importante, qui régénère avec une densité relative élevée de chênes (78 %) traduisant un changement complet de la végétation.

La densité relative et la dominance relative de l'ensemble des pins sont élevées, supérieure respectivement à 40 %, sauf dans le relevé 84-7, et 55 %, sauf dans deux relevés (84-2 et 84-7).

L'aire basale varie presque du simple au double, elle est minimale pour la station ayant subi une coupe récente de 3 ans avec abattage des grands arbres, donc des forts diamètres (relevé 84-2). Elle est maximale pour les forêts gemmées (relevés 83-4, 84-9) où, au contraire, les pins de diamètres supérieurs à 30 cm, exploités pour leur résine, sont conservés.

L'indice de valeur d'importance, estimation synthétique de l'importance d'une espèce dans un groupement, montre qu'une espèce de pin domine dans 6 des 8 stations. Dans les deux autres, c'est une espèce de chêne qui a l'ivi le plus élevé. Pour le relevé 84-2, cette dominance de *Quercus obtusata* est due à la coupe sélective et intense des pins dans cette station, c'est une forêt basse, la strate supérieure n'étant plus constituée que par des individus espacés. De même dans la station située à la limite altitudinale inférieure de la forêt mésophile de pins (relevé 84-7 à 2180 m) *Q. Crassipes* et *O. obtusata* sont devenus dominant avec une somme des ivi proche de 70 %.

Pinus leiophylla est l'espèce globalement la plus importante, elle est présente dans tous les relevés et dans la moitié des cas avec l'ivi le plus élevé.

III.2.2. Structures par taxons

III.2.2.1. *Pinus leiophylla* (Fig. 2)

C'est une espèce de pin connue pour être héliophile et même pionnière (VERDUZZO *et al.*, 1969 ; ERN, 1976 ; MADRIGAL S., 1982 ; RZEDOWSKI, 1978). En effet, elle ne présente une courbe en L que dans le cas d'une station en régénération active (relevé 84-10), après une coupe de 10 ans d'âge ne laissant que quelques gros arbres pour l'ensemencement, et caractérisée par des strates, arborées basses et arbutives, claires. Ainsi la lumière a pu pénétrer en quantité suffisante pour permettre à *Pinus leiophylla* de régénérer.

Dans les autres relevés *P. leiophylla* présente une courbe en cloche, (pour le relevé 83-5, il existe une discontinuité au niveau de la classe 20-30 cm, non interprétable avec les données à notre disposition), montrant sa très faible régénération sous la voûte forestière, celle-ci n'étant possible que lorsqu'une trouée (abattage d'un arbre par exemple) est pratiquée.

Dans le relevé 83-10, on remarque que le feu a une action de plus en plus réduite vers les forts diamètres, traduisant l'adaptation de cette espèce aux incendies, grâce à une écorce épaisse en particulier. Mais 45 % des individus de petits diamètres (dbh < 20 cm) ont succombé après l'incendie. Le feu est donc responsable d'un vieillissement de la population de *P. leiophylla*.

III.2.2.2. *Pinus teocote* (Fig. 3)

Dans les deux relevés où *P. teocote* est abondant, l'allure des histogrammes de structure est différente mais traduit l'héliophilie de cette espèce : régénération en forêt récemment exploitée (84-2) et absence de petits diamètres dans le cas d'une forêt fermée (84-1).

TABLEAU 3

Paramètres structuraux des différentes stations

d : densité, — dr : densité relative, — ab : aire basale, — abr : dominance relative
fr : Fréquence relative, — ivi : indice de valeur d'importance $\left(\frac{dr + fr + abr}{3}\right)$

Relevé	Espèces	d : ind/ha	dr. %	ab m ² /ha	abr. %	fr. %	ivi
83-4	<i>Pinus leiophylla</i>	280	81,40	26,08	88,84	45,46	71,91
	<i>Arbutus xalapensis</i>	52	15,11	2,34	7,97	36,36	19,81
	<i>Pinus montezumae</i>	12	3,49	0,93	3,19	18,18	8,29
	Total	344		29,35			
83-5	<i>Pinus leiophylla</i>	288	50,70	17,64	71,41	16,67	46,26
	<i>Alnus jorullensis</i>	168	29,58	3,97	16,06	16,67	20,77
	<i>ssp. jorullensis</i>						
	<i>Pinus montezumae</i>	20	3,52	1,87	7,58	10,00	7,03
	<i>Quercus crassifolia</i>	24	4,23	0,19	0,76	13,33	6,11
	<i>Pinus teocote</i>	16	2,82	0,14	0,50	13,33	5,58
	<i>Arbutus xalapensis</i>	24	4,23	0,30	1,21	10,00	5,14
	<i>Quercus laurina</i>	16	2,82	0,14	0,58	10,00	4,47
	<i>Quercus castanea</i>	4	0,70	0,36	1,47	3,33	1,83
	<i>Quercus rugosa</i>	4	0,70	0,07	0,27	3,33	1,43
	<i>Quercus disophylla</i>	4	0,70	0,02	0,06	3,33	1,36
	Total	568		24,70			
83-10v. (83 - 10 i.)	<i>Pinus leiophylla</i>	228	41,91	13,55	58,42	16,13	38,82
	<i>Quercus subspatulata</i>	(312)	(36,11)	(15,18)	(57,54)	(15,15)	(36,27)
		144	26,47	7,45	32,11	16,13	24,90
		(164)	(18,98)	(7,90)	(29,93)	(15,15)	(21,35)
	<i>Alnus jorullensis</i>	64	11,76	0,62	2,66	16,13	10,18
	<i>ssp. jorullensis</i>	(176)	(20,37)	(1,21)	(4,59)	(15,15)	(13,37)
	<i>Quercus crassipes</i>	32	5,88	0,82	3,51	16,13	8,51
		(52)	(6,02)	(1,11)	(4,21)	(15,15)	(8,46)
	<i>Arbutus xalapensis</i>	28	5,15	0,21	0,89	12,90	6,31
		(44)	(5,09)	(0,25)	(0,96)	(15,15)	(7,18)
	<i>Baccharis heterophylla</i>	28	5,15	0,08	0,36	12,90	6,14
		(76)	(8,80)	(0,19)	(0,74)	(6,06)	(5,20)
	<i>Buddleia sp.</i>	16	2,94	0,08	0,36	6,45	3,25
		(28)	(3,24)	(0,12)	(0,46)	(9,09)	(4,26)
	<i>Quercus obtusata</i>	4	0,73	0,39	1,69	3,23	1,88
		(4)	(0,46)	(0,39)	(1,49)	(3,03)	(1,66)
	<i>Crataegus mexicana</i>	—	—	—	—	—	—
	Total	544 (864)	(0,93)	(0,02) (26,38)	(0,08)	(6,06)	(2,36)
84-1	<i>Pinus teocote</i>	248	43,36	21,63	64,08	21,74	43,06
	<i>Alnus jorullensis</i>	200	34,96	0,93	2,77	21,74	19,82
	<i>ssp. jorullensis</i>						
	<i>Pinus leiophylla</i>	60	10,49	5,57	16,49	17,39	14,79
	<i>Pinus montezumae</i>	32	5,59	1,56	4,64	13,04	7,76
	<i>Pinus michoacana</i>	16	2,80	1,28	3,81	8,70	5,10
	<i>var. cornuta</i>						
	<i>Arbutus xalapensis</i>	8	1,40	0,39	1,16	8,70	3,75
	<i>Quercus crassipes</i>	4	0,70	1,83	5,43	4,35	3,49
	<i>Quercus obtusata</i>	4	0,70	0,55	1,62	4,35	2,22
	Total	572		33,75			
84-2	<i>Quercus obtusata</i>	360	48,65	7,90	41,49	22,73	37,62
	<i>Pinus teocote</i>	280	37,84	6,07	31,88	22,73	30,82
	<i>Pinus leiophylla</i>	36	4,86	1,91	10,01	13,64	9,50
	<i>Arbutus xalapensis</i>	20	2,70	1,43	7,52	13,64	7,95
	<i>Pinus montezumae</i>	8	1,08	1,26	6,59	9,09	5,59
	<i>Alnus jorullensis</i>	12	1,62	0,13	0,69	13,64	5,32
	<i>ssp. jorullensis</i>						
	<i>Quercus castanea</i>	24	3,24	0,35	1,81	4,55	3,02
	Total	740		19,05			

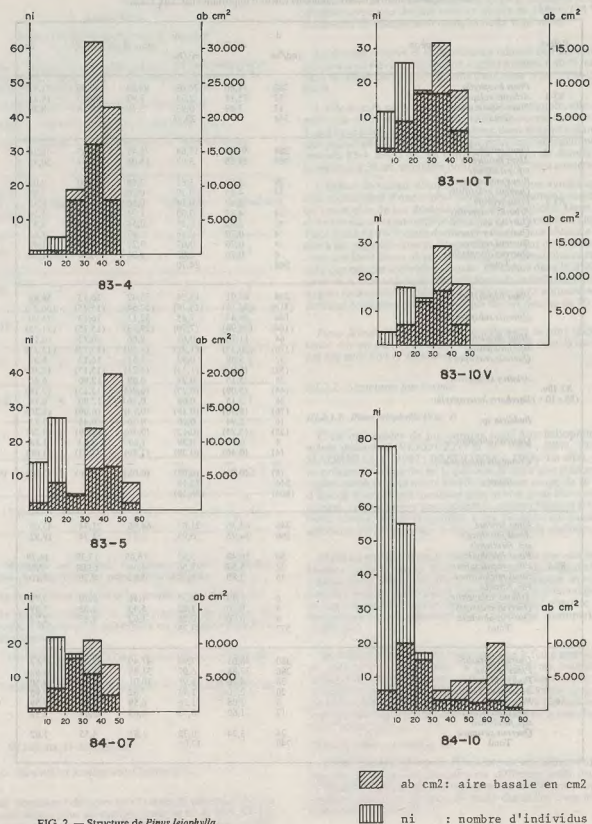
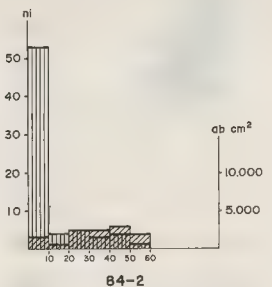
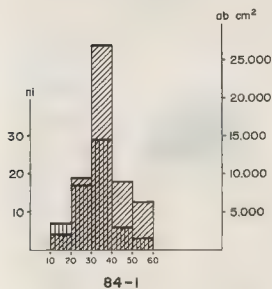
FIG. 2. — Structure de *Pinus leiophylla*.

TABLEAU 3

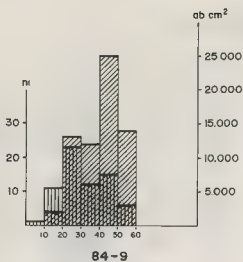
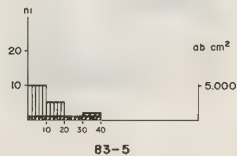
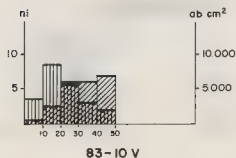
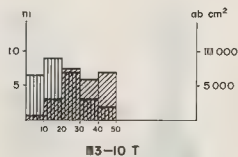
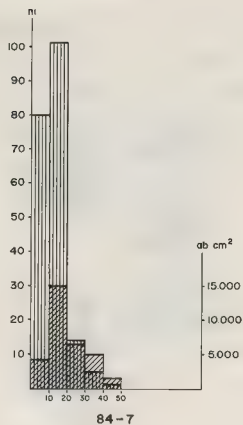
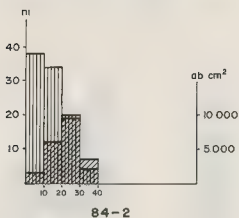
Paramètres structuraux des différentes stations (suite)

Relevé	Espèces	d : ind/ha	dr. %	ab m ² /ha	abr. %	fr. %	ivi
84-7	<i>Quercus crassipes</i>	456	44,53	8,27	34,80	33,33	37,55
	<i>Pinus leiophylla</i>	220	21,48	11,05	46,50	33,33	33,77
	<i>Quercus obtusata</i>	348	33,98	4,44	18,70	33,33	28,69
	Total	1024		23,75			
84-9	<i>Pinus montezumae</i>	272	49,27	26,54	85,31	26,32	53,63
	<i>Alnus jorullensis</i>	188	34,06	2,43	7,82	26,32	22,73
	<i>ssp. jorullensis</i>						
	<i>Pinus leiophylla</i>	48	8,70	1,48	4,77	26,32	13,26
	<i>Quercus crassipes</i>	44	7,97	0,65	2,10	21,05	10,37
	Total	552		31,11			
84-10	<i>Pinus leiophylla</i>	648	94,19	18,73	70,53	41,67	70,46
	<i>Quercus crassipes</i>	28	4,07	5,62	21,17	33,33	19,52
	<i>Pinus montezumae</i>	8	1,16	2,19	8,26	16,67	8,70
	<i>Crataegus mexicana</i>	4	0,58	0,01	0,04	8,33	2,98
	Total	688		26,56			

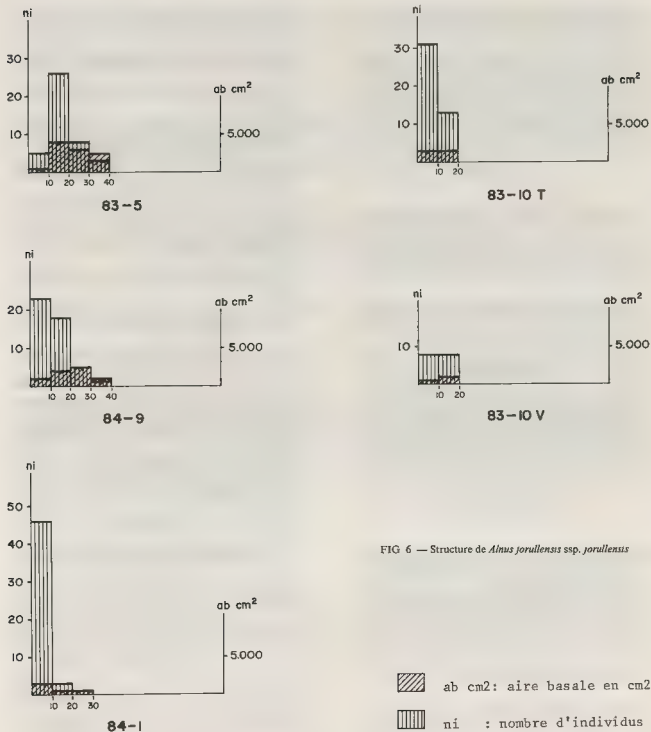


 ab cm² : aire basale en cm²
 ni : nombre d'individus

FIG. 3. — Structure de *Pinus teocote*

FIG. 4. — Structure de *Pinus montezumae*FIG. 5. — Structure de *Quercus* spp.

▨ ab cm² : aire basale en cm²
 ▤ ni : nombre d'individus

FIG 6 — Structure de *Alnus jorullensis* ssp. *jorullensis*III.2.2.3. *Pinus montezumae* (Fig. 4)

La courbe en cloche que présente cette espèce, pour la seule station où elle domine montre également qu'elle ne régénère pas sous couvert. C'est encore une espèce héliophile.

III.2.2.4. *Quercus* spp. (Fig. 5)

Toutes les courbes montrent une décroissance régulière à partir de la deuxième classe de diamètre, traduisant la domi-

nance des espèces de chênes au niveau de la strate arborée basse.

Les effectifs plus ou moins élevés de la classe 5-10 cm signifient que les chênes régénèrent dans diverses conditions.

III.2.2.5. *Alnus jorullensis* ssp. *jorullensis* (Fig. 6)

Cette espèce a une structure classique d'essence de sous-bois et semble avoir une régénération active dans les stations

soumises à des coupes irrégulières et ne concernant que quelques individus, et parcourues par des feux bas (relevés 83-10t, 84-1 et 84-9).

C'est selon ERN (1976), une espèce résistante au feu, grâce à une écorce de plusieurs centimètres d'épaisseur, et même directement favorisée par les incendies. Mais, comme pour *Pinus leiophylla*, les individus ayant un diamètre inférieur à 10 cm (éléments de la strate arborescente) meurent massivement (75 % d'entre eux) après un incendie bas (relevé 83-10v). Dans le même relevé, les arbres de plus de 20 cm de diamètre ont été tués par le feu.

CONCLUSION

Étant donné le caractère héliophile des espèces de *Pinus* dominantes dans la forêt mésophile de pins de la Sierra Tarasque, en particulier *P. leiophylla*, et l'exploitation très ancienne de ce groupement, les peuplements subissant une pression anthropique faible peuvent déjà être considérés comme un péniclimax, tel qu'il a été défini par TROCHAIN (1980).

Le gemmage intensif et le pâturage, comme l'action du feu, s'ils ne la détruisent pas, empêchent toute régénération de la forêt mésophile de pins et sont ainsi contraires à la permanence et au développement de cette communauté.

L'exploitation commerciale du bois de pin favorise l'installation de forêts mésophiles de chênes secondaires là où les pins ne peuvent plus régénérer entraînant, un changement complet de la végétation. Cette situation, qui est actuellement la plus répandue dans la région, pose déjà de graves problèmes socio-économiques. Les pins sont en effet à la base des principales ressources économiques (commercialisation du bois, de la résine, artisanat et activités annexes) des habitants de la région, surtout des indigènes Purhépechas.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGNOULS (F.), GAUSSEN (H.), 1953. — Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, 88 : 193-239. *Doc. Cartes prod. vég.*, Série Généralités, article VIII : 1-47, Toulouse.
- BAGNOULS (F.) et GAUSSEN (H.), 1957. — Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géogr.*, 66 : 193-220.
- BUDOWSKI (G.), 1959. — The ecological status of fire in tropical American lowlands. *Actas 33e Congr. Inter. Americanistas*. San José, 1 : 258-265.
- COOK (O.F.), 1909. — Vegetation affected by agriculture in Central America. *U.S. Dept. Agric. Bur. Pl. Ind. Bull.*, 145, Washington, D.C.
- DAGET (J.), 1976. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson Paris 172 pp.
- DEMANT (A.), 1978. — Características del Eje Neovolcánico Transmexicano y sus problemas de interpretación. *Univ. Nat. Auton. Mexico, Inst. Geol. Rev.*, 2 : 172-187.
- DEMANT (A.), 1981. — *L'Axe Néo-volcanique Transmexicain, étude volcanologique et pétrographique, signification géodynamique*. Thèse Doct., Univ. d'Aix-Marseille III.
- ERN (H.), 1976. — Descripción de la vegetación montanosa en los Estados Mexicanos de Puebla y Tlaxcala. *Willdenowia*, 10 : 1-105.
- LABAT (J.N.), 1985. — Estudio bioclimatológico del Estado de Michoacán, México, según la clasificación de Bagnouls y GausSEN. *TRACE*, 8 : 36-45. Mexico.
- LOOCK (E.E.M.), 1950. — The pines of Mexico and British Honduras. *Union of South Africa Department of Forestry Bull.*, 35, Pretoria 244 pp.
- MADRIGAL (S., X.), 1982. — Claves para la identificación de las coníferas silvestres del Estado de Michoacán. *Bol. Div. Inst. Nac. Invest. For. México*, 58 : 100 pp.
- MIRANDA (F.), 1952. — *La vegetación de Chiapas*. Edicions del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutierrez, Chiapas, 2 vol.
- MARTINEZ (M.), 1948. — *Los Pinos Mexicanos*. Ed. Botas México.
- ROLLET (B.), 1974. — *L'architecture des forêts denses humides sempervirentes de plaines*. C.T.F.F. Nogent/Seine, 298 pp.
- RZEDOWSKI (J.), 1978. — *Vegetación de México*. Limusa. edit. México.
- RZEDOWSKI (J.) et MAC VAUGH (R.), 1966. — La vegetación de Nueva Galicia. *Contr. Univ. Mich. Herb.*, 9 : 123 pp.
- SANCHEZ (M.) et HUGUET (L.), 1959. — Las coníferas mexicanas. *Unasylva*, 3 : 24-35.
- TROCHAIN (J.L.), 1980. — *Écologie végétale de la zone intertropicale non désertique*. U.P.S. Toulouse, 468 p.
- VERDUZCO (J.) et al., 1969. — Ecología y silvicultura. In : Seminario y viaje de estudios de coníferas latino-americanas. *Inst. Nac. Invest. Forest. Publ. esp. I. México* : 77-93.
- YEATON (R.I.), 1982. — The altitudinal distribution of the Genus *Pinus* in the western United States and Mexico. *Bol. Soc. Mex.*, 42 : 55-71.

ÉTUDE COMPARATIVE DE LA DENSITÉ ET DE L'ARCHITECTURE DES PEUPELEMENTS DE TAILLIS DE CHÊNE PUBESCENT EN SITUATION PURE ET MIXTE

par Marcel BARBERO et Françoise MIGLIORETTI

Université des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme
Laboratoire de Botanique et d'Écologie, rue Henri Poincaré — 13397 MARSEILLE Cedex 13

MOTS-CLÉS : densité - Croissance - Composition floristique -
Chêne vert - Chêne pubescent - Chênaie mélangée

KEY-WORDS : Density - Growth - Floristical composition - Holly
oak - Durmast oak - Mixed oak forest.

RÉSUMÉ (Travail original)

Au sein de peuplements de Chêne vert et de Chêne pubescent en taillis pur et mixte, une analyse comparative a été envisagée à plusieurs niveaux : la densité en brins et en cépées, le dépressement naturel, la croissance en diamètre des tiges et la composition floristique.

Cette étude a permis d'une part de mieux comprendre l'évolution de ces structures de végétation au cours du temps, mais aussi en fonction des conditions stationnelles, celles-ci pouvant être soulignées par des espèces indicatrices, et d'autre part d'appréhender les stratégies de réponses de ces deux essences à la concurrence interspécifique.

SUMMARY (Original scientific paper)

A comparative analysis among holly and durmast oaks in coppewood, either mixed forest or unimixed, has been conducted at several levels: density of shoots and coppice-clumps, natural thinning out, shoot-diameter growth and floristical composition.

On the one hand, this study has contributed to a best knowledge of the evolution of these structures of vegetation with respect to time and stationnal conditions, that can be stressed by significant species, and on the other hand to the clear understanding of the strategies of response of these two species in the interspecific competition.

1 — INTRODUCTION

Cette étude comparative concerne l'évolution de la densité des brins au sein des peuplements de Chêne vert et de Chêne pubescent en taillis pur et mélangé. Les différents niveaux d'échantillonnage dendrométrique sont les brins d'une cépée et des différents cépées entre elles afin d'appréhender d'une façon indirecte au moins les problèmes de concurrence intraspécifique et interspécifique.

Les taillis étudiés sont situés dans le massif domanial de la Gardiole de Rians où plusieurs recherches interdisciplinaires, incitées par le programme environnement du Ministère de la Recherche (Piren) ont impliqué les chercheurs de l'I.N.R.A., du C.N.R.S. et de l'Université.

La forêt de la Gardiole montre une topographie très contrastée favorisant des situations écologiques très différentes. Elle est constituée pour l'essentiel au niveau forestier :

- de taillis de Chêne vert sur crêtes, versants et plateaux exposés au Mistral et sur fortes pentes,

- de taillis de Chêne blanc sur pentes douces, plateaux abrités et dépressions,

- de taillis mixtes dans de très nombreux cas.

Les études floristico-écologiques sur ce massif forestier ont déjà donné lieu à différents travaux (MIGLIORETTI, 1983 ; BARBERO et MIGLIORETTI, 1984) et ont servi de support au plan d'échantillonnage stratifié qui, en parallèle avec l'âge des peuplements indiqué par la plan d'aménagement de l'O.N.F. (1971), ont servi de base aux recherches dendrométriques, notamment sur le Chêne vert.

Le concept dynamique de peuplement constitue le socle de ce travail dont les résultats portent plus particulièrement sur :

- les structures de densité des peuplements de Chêne vert et de Chêne pubescent dans différentes situations écologiques,

- l'évolution de ces structures de densité au cours du temps afin d'étudier plus particulièrement les phénomènes de dépressement naturel (élimination des brins au cours du temps) puisque dans les placettes choisies aucune intervention n'a été engagée.

- la compétition entre les brins d'une même cépée et entre cépées d'une même essence ou d'essences différentes dans une même parcelle ou dans des parcelles distinctes. Le mode de fonctionnement des cépées est en effet difficile à appréhender directement et la méthode indirecte liée à

l'échantillonnage de brins sur le terrain reste encore le meilleur moyen pour aborder les problèmes de concurrence intra et interspécifique.

2 — MÉTHODOLOGIE

2.1. RÉPARTITION ET CHOIX DES STATIONS

L'étude porte sur dix-huit stations qui représentent l'échantillon dont les éléments se répartissent :

- pour sept d'entre eux en Chênaie verte pure,
- pour huit autres en Chênaie pubescente pure,
- et pour trois enfin en peuplement mélangé de Chêne vert/Chêne pubescent.

Comme nous l'avons déjà signalé, les stations ont été sélectionnées à partir de documents O.N.F. qui permettaient d'une part de connaître la répartition des essences au sein du massif forestier, d'autre part les passages présumés des dernières coupes.

Au sein de chaque type de peuplement le choix des stations s'est fait de manière stratifiée selon les conditions écologiques et le critère d'âge. L'implantation des placettes d'étude a été déterminée par l'homogénéité relative du bouquet de taillis dans la station choisie.

2.2. CARACTÉRISTIQUES DES PLACETTES

Les placettes constituent la base de l'élément puisque c'est à leur niveau que se fait l'inventaire descriptif du bouquet de taillis.

Les bouquets de taillis ont des étendues variables suivant les placettes et leurs limites sont déterminées en évitant toujours les trouées qui ont une répercussion directe sur les caractéristiques dendrométriques des brins en bordure (effet de lisière).

a) Formes des placettes

La forme adoptée pour les taillis rencontrés, quelle que soit l'essence envisagée, a été la forme polygonale. Nous avions pu montrer (MIGLIORETTI, 1983) que celle-ci était la mieux adaptée aux taillis de Chêne vert et c'est cette forme qui a été retenue pour l'échantillonnage dendrométrique des autres types de peuplements purs et mélangés en vue de l'analyse comparative.

b) Superficie des placettes

Dans ce type d'échantillonnage, la superficie des placettes est fonction de l'inventaire lui-même. Celui-ci a été réalisé sur une placette initiale comportant dix cépées en moyenne.

Au sein de chaque station, l'aire maximale d'inventaire a donc été déterminée :

- par la superficie du bouquet de taillis, en tenant compte des effets de marge, notamment en Chênaie verte pure et mixte où les trouées sont plus marquées,
- par la stabilisation des valeurs de densités obtenues lors

de l'inventaire par placettes successives en augmentant chaque fois le nombre de cépées échantillonnées.

Il en résulte que la surface d'inventaire n'est pas identique pour chaque type de peuplement. Elle varie de :

- 70 m² à 110 m² en Chênaie verte pure,
- 60 m² à 100 m² en Chênaie pubescente pure,
- 60 m² à 80 m² en Chênaie mixte.

2.3. Inventaire dendrométrique

L'inventaire dendrométrique par placette a porté sur :

- le nombre de cépées de(s) essence(s) majeure(s) présente(s),
- le nombre de brins par cépées en distinguant les brins morts ou vivants, et parmi les brins vivants ceux ayant une circonférence supérieure à 8 cm à 1,30 m de hauteur et regroupés sous l'appellation brins mesurés.

3 — RÉSULTATS

A partir de l'inventaire ont été effectués des calculs de densité à l'hectare, ainsi que les moyennes et les pourcentages de cépées, de brins, et de brins par cépée.

3.1. Étude dendrométrique

a) Chênaie verte pure (Tableau n°1 et Figures N°1, 2 et 3).

On constate que le nombre moyen de brins par cépée diminue avec l'âge du taillis. Cette variation semble être aussi fonction des potentialités stationnelles offertes à la végétation puisque pour des stations de même âge (N°1, II, III, VI) la densité diffère de façon notable (MIGLIORETTI, 1983).

Le pourcentage de brins mesurés (m/V), ayant une circonférence supérieure à 8 cm à 1,30 m de hauteur, augmente avec l'âge ce qui répond à la relation normale : croissance en diamètre/âge. Lorsque, dans des placettes de même âge (placette n°1 à comparer aux placettes II, III et VI), le taux de brins mesurés est plus important que dans d'autres, on peut par l'analyse comparative intégrer le critère «conditions stationnelles». Il s'agit là de la relation croissance en diamètre/station.

D'une manière générale, d'après les résultats obtenus, on peut conclure qu'au sein d'une même cépée se dégagent des brins «dominants» (correspondant aux brins mesurés) et des brins «dominés». La pérennité des brins «dominés» dépendra alors de l'âge du taillis mais aussi des conditions stationnelles et topographiques (bas de pente, sol profond).

L'âge du taillis influe aussi sur le nombre de brins morts (M) puisque l'on retrouve peu de brins morts dans les stations très âgées, ceux-ci ayant probablement disparus par décomposition. Cette conclusion est étayée par la corrélation établie sur l'ensemble des sept stations laquelle est négative et significative.

De surcroît, la présence ou l'absence de brins morts au sein de stations de même âge est indicateur de la vitesse de la sélection naturelle (dépressage). Le pourcentage de brins morts (M/V) trouvés sur place dans les stations les plus jeunes en comparaison de celui de stations plus âgées indi-

TABLEAU I

Chênaies vertes

* mesures des brins réalisées à 0,10 m car peu d'entre eux atteignaient 1,30 m

Placettes Âge Essence	VII 5-10 Q.I.	I 25-30 Q.I.	II 25-30 Q.I.	III 25-30 Q.I.	VI 25-30 Q.I.	IV 40-45 Q.I.	V 60-65 Q.I.
Densité : nombre par hectare de :							
Cépées	7837	4400	3239	2428	2053	3733	2600
Brins vivants (V)	62432	32300	16197	8142	7767	15600	7700
Brins mesurés (m)	20540*	12600	11549	6571	6160	9333	6900
Brins morts (M)	53513	13166	16338	10714	10178	14933	200
Brins totaux (V + M)	115945	45466	32535	18856	17945	30533	7900
Taux de : (%)							
Brins mesurés (m/V)	32.9*	39	713	80.7	79.3	59.8	89.6
Brins morts (M/V)	85.7	40.7	100.8	131.5	131	95.7	2.6
Nombre moyen par cécée de :							
Brins vivants	7.9	7.3	5	3.3	3.8	4.2	2.9
Brins mesurés	2.1*	2.8	3.5	3	2.8	2.6	

que que la sélection se fait sur une période assez longue (40 ans) mais que le phénomène est accéléré dans les stations à bonnes potentialités.

L'absence de brins morts indiquerait que celle-ci a déjà eu lieu. L'éclaircie naturelle joue donc en éliminant les brins médiocres et elle est d'autant plus précoce que les conditions édaphiques sont plus favorables.

b) *Chênaie pubescente pure* (Tableau n°2 et Figures n°1, 2 et 3)

Comme pour la Chênaie verte, on constate ici que le nombre moyen de brins par cécée diminue avec l'âge du taillis. Toutefois il convient de noter que les cépées de Chêne pubescent ont moins de brins que celles de Chêne vert (de 1 à 3 brins par cécée en Chênaie pubescente pure contre 3 à 8 brins par cécée en Chênaie verte pure. De plus, dans les placettes étudiées en Chênaie pubescente pure, nous avons trouvé entre 88 % et 100 % de brins de circonférence supérieure à 8 cm à 1,30 m de hauteur (brins mesurés). Il ne se dégage donc pas de manière nette comme en Chênaie verte pure des brins « dominants » et des brins « dominés ». L'hétérogénéité architecturale de la cécée caducifoliée est donc moins marquée que celle du Chêne vert, et de plus, pour des tranches d'âge comparables, ce taux est toujours supérieur à celui trouvé pour les Chênaies sclérophylles (30 % à 90 %). La croissance en diamètre des brins est donc meilleure pour le Chêne blanc et sans nul doute favorisée par une sélection intervenant probablement plus tôt. Le faible taux de brins morts comparé à celui de la Chênaie verte confirme cette hypothèse.

c) *Chênaie mixte* (Tableau n°2)

Les cépées de Chêne vert représentent 30 % à 54 % des cépées des placettes étudiées ; elles sont donc le plus souvent

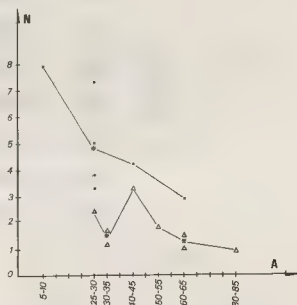


FIG. 1. — Brins mesurés : brins ayant $C_{1m30} \geq 8$ cm

$$\% \text{ brins mesurés} = \frac{\text{brins mesurés}}{\text{brins vivants}}$$

* Chêne vert.

Δ Chêne pubescent

* Point moyen (plusieurs données pour un même âge)

N : nombre de brins vivants par cépées

A : âge (exprimé en années)

TABLEAU 2
Chênaies pubescentes

Placettes	1	2	3	5	4	6	8	7	9	10	11
Âge	25-30	35	30-35	40-45	50-55	60-65	65	80-85	30-35	30-35	40-45
Essence	Q.P.	Q.P.	Q.P.	Q.P.	Q.P.	Q.P.	Q.P.	Q.P.	Q.P./Q.I.	Q.P./Q.I.	Q.P./Q.I.
Densité : nombre par hectare de :											
Cépées	3333	2059	2000	2020	1908	2469	1274	2275	1913/2261	2649/1722	4074/1852
Brins vivants (V)	8070	3529	2444	6768	3414	2592	1961	2155	3130/6856	4106/9669	3950/5308
Brins mesurés (m)	7719	3529	2444	5959	3414	2592	1765	2155	3130/2609	3973/3844	3333/3086
Brins morts (M)	1403	1029	1111	1212	301	987	784	239	521/348	927/2914	494/1841
Taux de : (%)											
Brins mesurés (m/V)	95.6	100	100	88	100	80	90	100	100/37.5	96.8/39.7	84.3/58
Brins morts (M/V)	17.4	29.1	45.4	17.9	8.8	38	40	11	16.6/5	22.5/30	12.5/34.7
Cépées d'une essence/autre								46/54	39/61	69/31	
Brins d'une essence/autre									31.4/68.6	30/70	42.7/57.3
Brins mesurés d'une essence/autre									54.5/45.5	60.6/49.2	52/48
Nombre moyen par cèpée de :											
Brins vivants	2.4	1.7	1.2	3.3	1.8	1	1.5	0.9	1.6/3	1.5/5.6	1/2.8
Brins mesurés	2.3	1.7	1.2	3	1.8	1	1.5	0.9	1.5/1.1	1.5/2.2	0.8/1.7

moins nombreuses que celles de Chêne pubescent et sont donc toujours moins représentées que dans le taillis sclérophylle (-38 % en moyenne); cependant c'est le contraire pour le Chêne blanc dont le nombre de cépées augmente de 37 % en moyenne en peuplements mixtes.

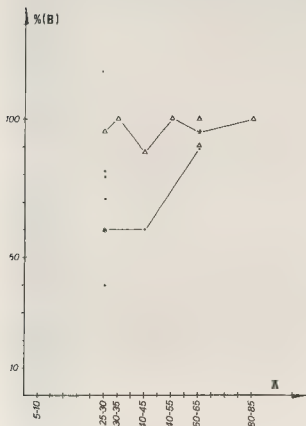


FIG. 2. — Brins mesurés : brins ayant $C_{1m30} \geq 8$ cm

$$\% \text{ brins mesurés} = \frac{\text{brins mesurés}}{\text{brins vivants}}$$

- Chêne vert
- △ Chêne pubescent
- Point moyen (plusieurs données pour un même âge)

A : âge (exprimé en années)

% (B) : pourcentage des brins morts

Ce sont les brins de Chêne vert qui dominent là encore dans les placettes mixtes puisqu'ils représentent 57 % à 70 % des brins présents. Mais ils sont moins nombreux que dans les peuplements purs à sclérophylles, la diminution observée étant de 54 %. Par contre le nombre de brins de Chêne pubescent n'a pratiquement pas baissé par rapport à celui des taillis purs.

Le résultat obtenu pour le Chêne vert s'explique aisément

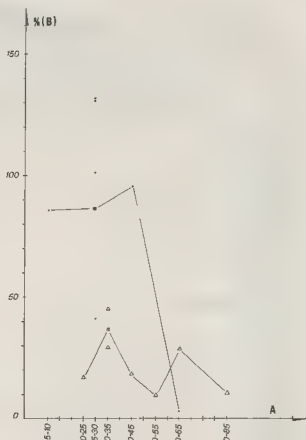


FIG. 3. — Brins mesurés : brins ayant $C_{1m30} \geq 8$ cm

$$\% \text{ brins mesurés} = \frac{\text{brins mesurés}}{\text{brins vivants}}$$

- Chêne vert
- △ Chêne pubescent
- Point moyen (plusieurs données pour un même âge)

A : âge (exprimé en années)

% (B) : pourcentage des brins morts

puisque en taillis mixte cette essence est nécessairement dans des conditions édaphiques plus favorables à la sélection naturelle. Il faut ajouter que pour des âges comparables le dépressement du Chêne vert est plus rapide en situation mixte tandis que pour le Chêne pubescent il semble moins bien se faire dans ces stations.

Pour ces deux essences les brins mesurés se partagent l'espace de façon équitable; ceux de Chêne vert représentent 45 % à 50 % des brins de la station, ceux de Chêne pubescent 50 % à 55 %.

Toutefois il convient de noter que par rapport aux peuplements purs le Chêne vert voit son nombre de brins mesurés diminuer de façon nette (67 %) alors que pour le Chêne pubescent on obtient au maximum une diminution de 17 %. De plus, si l'on compare les taux de brins mesurés (m/V) en peuplement pur et mixte on constate que :

N° des relevés	1	2	3	4	6	8	9	10	11	5	VII	I	III	VI	IV	V
Altitude	530	510	600	450	410	560	400	470	450	470	450	560	560	500	560	570
Exposition	N	N	N	NW	N	NW	NW	NE	N	S	S	S	S	S	S	NW
Age	25-30	30-35	30-35	50-55	60-65	65	80-85	25-30	30-35	40-45	40-45	5-10	25-30	25-30	25-30	40-45
Espèces des Quercetes ileti																
<i>Phillyrea media</i>	1,1	+	+	1,1	2,1	2,1	2,1	1,2	3,3	2,3	1,1	2,2	2,4	1,3	3,3	2,2
<i>Phillyrea argenteifolia</i>	-	-	-	-	+	1,1	-	4,3	3,3	3,2	3,3	5,5	5,5	5,5	5,5	5,5
<i>Quercus ilex</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Caractéristiques des Chênaux vertes sciaphiles																
<i>Rubia perigrina</i>	2,2	1,1	1,1	+	1,1	1,1	1,2	1,2	+	2,2	1,1	1,2	2,2	1,1	+	2,1
<i>Viola scabryllata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	1,2
<i>Epacris macrophylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ruscus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aplousanthes anagallis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2	+
Espèces communes aux Chênaux sciaphiles et héliophiles																
<i>Tecoma chamaedryas</i>	1,1	+	+	-	+	+	+	1,1	1,1	2,2	1,2	2,2	-	-	-	-
<i>Salsola pomarioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Clematis flammula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asparagus acutifolius</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,1	1,1	1,1	+
<i>Lonicera implexa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,2	+	1,1	-	+
<i>Rosa sempervirens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3	-	-	-	-
Caractéristiques des Pistacia-Rhamnetalia																
<i>Euphorbia characias</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	1,1	-	-	+	-	-	-	-
<i>Oxyria alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1,1	-	-	-	-
<i>Pistacia terebinthus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3	-	-	-	-
<i>Rhamnus alaternus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Caractéristiques des Quercetalia et des Quercetes pubescentis																
<i>Quercus pubescens</i>	4,4	4,4	4,4	4,4	4,4	5,5	4,5	3,3	4,3	2,2	4,3	P	-	P	1,3	P
<i>Acer monspeliense</i>	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	2,3	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1
<i>Sorbus aria</i>	+	+	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	1,1	+	+	+	1,2	-	-	2,1	1,2
<i>Sorbus torminalis</i>	+	+	1,1	1,2	2,2	1,1	1,1	+	+	+	1,2	-	-	-	2,1	1,2
<i>Sorbus domestica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cornus mas</i>	-	1,2	+	-	-	1,2	1,1	1,1	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cytisus</i>																

N° des relevés	1	2	3	4	6	8	7	9	10	11	5	VII	I	II	III	VI	IV	V
Altitude	530	510	600	450	410	560	420	470	450	470	450	450	560	560	560	500	500	570
Exposition	N	N	N	NW	N	NW	NW	NE	III	S	S	S	S	S	S	N	S	N
Age	25-30	30-35	10-15	50-55	60-65	65	80-85	25-30	30-35	40-45	40-45	5-10	25-30	25-30	25-30	25-30	40-45	60-65

Caractéristiques des *Quercus-Fages*

<i>Acer campestre</i>		11			11	+	11	13										
<i>Alnus acerba</i>		+						+	+									
<i>Hedera helix</i>	+							+	+									
<i>Ligustrum vulgare</i>		11	+	+	+	+	+	+										
<i>Evonymus europaeus</i>			+		+	+	+	+										
<i>Prunus mahaleb</i>							21	+										
<i>Juniperus communis</i>	+	+										11						
<i>Tamox communis</i>	+			11	+	+									+			
<i>Eragaria vesca</i>		12	+	+	+	+		11										
<i>Hepatica triloba</i>					+	+												
<i>Centaurea monogyna</i>											+							
<i>Cephalanthus alba</i>																+		+
<i>Cephalanthus pedunculatus</i>																+		+
<i>Epipactis latifolia</i>																		+

Caractéristiques des *Quercus-Fagetas* et des *Fagetales*

<i>Euphorbia dulcis</i>		+	+	+	+	+		23										
<i>Festuca heterophylla</i>	11																	
<i>Campanula trachelium</i>					11													
<i>Vicia sativa</i>								21										

Espèces des *Fritillae* à *Chamaephytes* et des pelouses des *Festuco-Brachypodo-Bromes*

<i>Festuca ovina</i>	11		12						11	21	11							
<i>Brachypodium pinnatus</i>	24	11	+	12	11			13	12	12	33		+					
<i>Silene italica</i>	11	+		+		+		+										
<i>Saponaria ocymoides</i>							12		12									
<i>Hypocrepis commosa</i>								11	+	12	+	12						
<i>Polypodium siccanus</i>			+				+		+									
<i>Trifolium medium</i>			+															
<i>Asphodelus tenuifolius</i>	5							+		11	+							
<i>Lotus deltoideus</i>								11	+	12	+							
<i>Oreobaghus umbellatus</i>					11	+												
<i>Ranunculus bulbosus</i>								+										
<i>Arabis hirsuta</i>									+	+	+	11						
<i>Phalacroglum litigium</i>																		
<i>Bromus erectus</i>	11							+	11	22	11							
<i>Brachypodium ramosus</i>																		

Espèces des *Onoideo-Rosmarinetes*

<i>Genista hispanica</i>			11	+	11	+	12	23	32	33	33	13						
<i>Carex halleriana</i>							11		12		11							
<i>Carex halleriana italica</i>										11								
<i>Carex humilis</i>	+	33	+		11													
<i>Genista pulegioides subsp. jordanii</i>	22	11							11									
<i>Galium corollifolium</i>			+						+	+	11	11						
<i>Thymus vulgaris</i>																		
<i>Curtis monspeliensis</i>											+							
<i>Aphyllanthus monspeliensis</i>																		
<i>Genista jordanii</i>												12						

Autres espèces

<i>Hieracium murorum</i>	11	11	11			+			+									
<i>Trifolium pratense</i>				+		+												
<i>Cirsium albidus</i>								+			+							
<i>Rumex acetosa</i>																		
<i>Oxalis lutea</i>									11									
<i>Celastrum autumnale</i>										+	+	11						
<i>Plantago lanceolata</i>								+	+	+	+							
<i>Scabiosa maritima</i>									+	+	+							
<i>Rosa canina</i>																		
<i>Asplenium trichomanes</i>																	+	

CHÊNAIES PUBESCENTES

— pour le Chêne pubescent les taux obtenus (84 % à 100 %) sont pratiquement identiques à ceux observés en taillis purs (88 % à 100 %),

— pour le Chêne vert le dépressage plus rapide en taillis mixte n'a pas les incidences que l'on aurait pu envisager sur la croissance en diamètre des tiges puisque les pourcentages observés vont de 37 % à 58 % ce qui, pour les mêmes classes d'âge, est inférieur à ce que l'on obtiendrait en taillis purs (39 % à 80 %).

Seul l'aspect de la cêpée en est affecté pour le Chêne vert puisque le nombre moyen de brins par cêpée diminue dans ces formations mélangées par rapport à ce que l'on observait dans les taillis purs de même âge (3 à 6 brins au lieu de 4 à 8 brins). De plus cela vient confirmer l'hypothèse émise en taillis purs que «ce sont les conditions édaphiques qui sont

CHÊNAIES VERTES

prépondérantes dans l'éclaircie de la cêpée» puisque les résultats trouvés en peuplement mélangé, donc en conditions stationnelles favorables, sont semblables à ceux de peuplements purs de même âge. Par contre la configuration de la cêpée de Chêne pubescent n'est guère modifiée (1 à 3 brins en taillis pur, 1 à 2 brins en peuplement mélangé)

3.2. Inventaire floristique

Du point de vue phytosociologique, les peuplements forestiers (BARBERO et MIGLIORETTI, 1984 ; MIGLIORETTI, 1983) se répartissent dans trois ordres :

— les *Pistacio-Rhamnetalia* (RIVAS-MARTINEZ, 1975),

- les *Quercetalia ilicis* (BRAUN-BLANQUET, 1934),
- les *Quercetalia pubescentis* (BRAUN-BLANQUET, 1934).

Seuls les groupements forestiers des deux derniers ordres ont fait l'objet d'investigation détaillée afin de mieux intégrer la variabilité floristico-écologique des peuplements de Chêne vert et de Chêne pubescent sur la base des paramètres suivants : exposition, variabilité topographique (pente et micro-topographie), âge de la dernière exploitation des parcelles forestières des taillis.

a) Les taillis de Chêne vert des *Quercetalia ilicis* (tableau n°3)

L'échantillonnage dendrométrique a porté, nous l'avons dit, sur sept éléments de taillis denses dont l'âge est compris entre 25/30 ans et 60/65 ans. Seul le relevé N° VII représente un taillis de coupe récente.

Ces taillis sont caractérisés du point de vue de leur organisation verticale ou architecture par :

- Une strate arborescente majeure constituée pour l'essentiel de Chêne vert, à l'exception des microdépressions d'adret (relevé N° III) et des ubacs (Relevés N° V et VI) où lui sont alors associés Chêne pubescent, Sorbier et Erables et dont la hauteur, pour des raisons de concurrence pour la lumière, est pratiquement identique à celle du Chêne vert.

- Une strate arbustive supérieure où domine indiscutablement *Phillyrea media* qui rejette bien de souche mais se trouve toujours rapidement dominé par *Quercus ilex*.

- La strate arbustive inférieure est pratiquement absente ou irrégulièrement représentée par des arbustes des *Quercetalia ilicis* tels que *Rosa sempervirens*, et des *Pistacio-Rhamnetalia* : *Pistacia terebinthus*, *Rhamnus alaternus*, *Ostrya alba* (Relevés N° I, II et IV) dans les Chênaies d'adret ou dans les taillis jeunes résultant de coupes (Relevé N° VII), et par des hanes. Il convient de noter dans le relevé N° VII, et compte tenu d'une coupe récente, le développement d'arbustes et de Chamaephytes héliophiles que l'on rencontre classiquement dans les formations gérées en systèmes sylvo-pastoraux (genévriers, genêts).

Le facteur potentialité de station est bien exprimé dans les taillis d'adret de 25/30 ans (Relevés N° I, II et III). Pour le relevé N° III, en effet, apparaissent des espèces arborescentes des *Quercetalia pubescentis* telles que *Quercus pubescens*, *Sorbus torminalis* et *Acer monspessulanum* et surtout des orchidées : *Epipactis microphylla*, *Cephalanthera alba*, *Cephalanthera pallens*. Comparativement aux relevés N° I et II, le dépressage est avancé : 1142 brins vivants/ha contre 32300 (Relevé N° I) et 16197 (Relevé N° II).

La fonction de dépressage est bien marquée aux expositions Nord (Relevés N° V et VI) où les espèces herbacées des *Quercetalia pubescentis*, traduisant les bonnes potentialités du milieu, sont d'autant plus nombreuses que le taillis est âgé (Relevé N° V 60/65 ans) avec aussi la présence des orchidées.

Ces orchidées constituent donc un groupe éco-dendrométrique (MIGLIORETTI, 1983) descripteur, soit de potentialités spatiales des stations, soit de potentialités temporelles.

b) Les taillis de Chêne pubescent et les structures en mosaïques des taillis mixtes (Tableau n°3).

Les Chênaies pubescentes (MIGLIORETTI, 1983), qu'elles correspondent aux taillis purs de vallons (relevés N° I à 8) ou de plateau (relevé N° 9), ou encore aux taillis mixtes

dont le fonctionnement phénologique du Chêne pubescent permet le développement d'espèces à phénophases, montrent en commun les caractères suivants :

- Une strate arborescente constituée par *Quercus pubescens*, *Sorbus torminalis*, *Sorbus aria*, *Acer monspessulanum*, et plus épisodiquement *Sorbus domestica*. Dans les taillis les plus âgés (relevés N° 7 et 8) *Quercus pubescens* constitue la strate arborescente majeure,

- Une strate arbustive majeure représentée partout par *Phillyrea media*,

- Une strate arbustive mineure à *Cytisus sessilifolius*, *Viribunum lantana*, *Rhamnus cathartica* et *Rhus cotinus*.

- Une strate herbacée constituée par plusieurs espèces de large plasticité écologique.

Les Chênaies de vallons

Elles montrent de bonnes potentialités avec un groupe d'espèces préférées de la strate arborescente et arbustive — *Acer campestre*, *Cornus mas*, *Eonymus europaeus*, *Coronilla emerus* — et de la strate herbacée, espèces des *Quercetalia pubescentis* et des *Fagetalia*.

Dans ces Chênaies deux ensembles peuvent être distingués en fonction de l'âge :

- l'un des taillis jeunes (Relevés N° 1 à 3) représenté par des espèces qui se retrouvent aussi en taillis mixtes ou dans les taillis d'adret et qui caractérisent des formations où le nombre de brins-hectare par cécépée est le plus important,

- l'autre de taillis plus âgés (Relevés N° 4, 6, 7 et 8) où se rencontrent diverses espèces du Mull : *Symphitum tuberosum*, *Campanula medium*, *Brachypodium silvaticum*, *Dictamnus albus*, *Hypericum montanum*, *Geum urbanum*, dans lesquels le dépressage est largement engagé.

Les Chênaies de plateau

A leur niveau (Relevé N° 5), par rapport à des âges comparables de versant Nord, le nombre de brins vivants est très important 6768 contre 3125 en moyenne pour les stations N° 2 et 3 à 30-35 ans, ce qui traduit parfaitement les différences de potentialités des milieux.

Ici encore les structures floristiques intègrent bien ces différences et la Chênaie d'adret est caractérisée par un groupe de mésohéliophiles auxquelles se joignent beaucoup d'espèces de pelouses des *Festuco-Brachypodio-Brometea* et de fruticées des *Ononido-Rosmarinetes*.

Les Chênaies mixtes

Par rapport aux précédentes et compte tenu de la très forte occupation spatiale du Chêne vert par son nombre de brins vivants, le recouvrement herbacé de ces Chênaies diminue fortement. Cependant le nombre de brins demeure toujours inférieur à celui des yeuseraies prises à âge comparable ramené au nombre de cécépées (Relevé N° IV Sud 40/50 ans ; 3733 cécépées et 15600 brins vivants soit un peu plus de 4 brins par cécépée — Relevé N° 11 Sud 40/45 ans ; 1852 cécépées et 5308 brins vivants soit près de 3 brins par cécépée en moyenne).

Ces Chênaies sont de véritables systèmes en mosaïque dans lesquels, globalement par rapport à l'ensemble des taillis

précédents, les espèces caractéristiques des Chênaies pubescentes diminuent sensiblement mais où, par contre, dominent indiscutablement les caractéristiques des *Pestuco-Brachypodio-Bromea* et des *Ononido-Rosmarinetea* qui rendent bien compte que ces systèmes sont hérités de perturbations et, comme tous les systèmes du non équilibre, présentent une forte compétition interspécifique multistrates avec une dominance d'espèces à forte sociologie sans que pour autant, à la différence des précédentes, se retrouvent des groupes écologiques vraiment représentatifs.

4 — CONCLUSIONS

A partir des dix-huit stations envisagées, certaines hypothèses peuvent être émises et ne pourront être étayées qu'en élargissant l'échantillonnage.

Ainsi la concurrence interspécifique *Quercus ilex/Quercus pubescens* semble agir à plusieurs niveaux :

- sur la densité en brins et cépées,
- sur le dépressage,
- sur la croissance en diamètre des tiges,
- sur la composition floristique.

Le fonctionnement original des cépées de Chêne vert c'est-à-dire leur capacité à émettre un grand nombre de brins, et observé en taillis pur (MIGLIORETTI, 1984) se retrouve en taillis mixte bien qu'atténuée par un dépressage naturel plus précoce.

Dans les peuplements mélangés :

— la densité des cépées de Chêne pubescent est plus importante que celle du Chêne vert et supérieure à celle observée en Chênaie pubescente pure

— la densité des brins de Chêne vert est supérieure à celle du Chêne vert mais plus faible que celle observée en taillis purs

— le dépressage est meilleur pour le Chêne vert ; par contre le Chêne pubescent ne voit pas son nombre de brins par cépée diminuer par rapport aux situations équivalentes de taillis pur.

En zones de mélange, les stratégies de réponse à la concurrence offertes par ces deux essences sont donc opposées.

Le dépressage se fait moins bien pour le Chêne pubescent, et donc la concurrence à l'intérieur de la cépée est plus forte, ce qui explique que le nombre de brins mesurés (circonférence supérieure à 8 cm à 1,30 m de hauteur) n'ait pas augmenté. Par ailleurs, pour le Chêne vert, bien que le dépressage soit meilleur en peuplement mélangé, on n'observe pas, toutefois, d'augmentation du nombre de brins de

gros diamètre. Ceci ne peut s'expliquer que par l'impact de la concurrence interspécifique

A l'issue de ces résultats, il semble donc que le Chêne blanc soit une essence favorisée en peuplement mélangé. Cette conclusion devra être validée ultérieurement dans d'autres situations géographiques et stationnelles pour être généralisée.

Il convient aussi de souligner que l'évolution des structures de végétation est fonction, pour chaque type de peuplement, des conditions stationnelles. Le « pas de temps » du dépressage se trouve en particulier réduit lorsque le milieu édaphique est meilleur et des groupes écodendrométriques qui réunissent quelques espèces caractéristiques peuvent être mis en évidence. Leur présence dans les stations traduit des différences de potentialités spatiales et temporelles.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBERO (M.), MIGLIORETTI (F.), 1984 — Étude comparée de la densité des peuplements de Chêne vert en relation avec leur composition floristique : application à la forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var). *Ecologia mediterranea* Tome X (Fasc 1-2), p. 205-230.
- BICHARD (D.), 1982. — Essai sur les relations entre milieu et productivité du Chêne vert au Lubéron. *Thèse 3ème cycle, Saint-Jérôme, Marseille*, 126 p.
- BRAUN-BLANQUET (J.), ROUSSINE (N.) et NEGRE (R.), 1952. — Prodrome des groupements végétaux de la France méditerranéenne. *C.N.R.S. Serv. Carte group. vég. et Dir. Carte group. vég. d'Afr. du Nord*, 297 p.
- FERNANDEZ (R.), 1978. — Les peuplements de Chêne pubescent des Hautes Garrigues du Montpelierais. Étude dendrométrique et écologique. *Ing. ENITEF, C.N.R.S.-C.F.P.E., Montpellier*, 41 p. + annexes.
- GRILLAS (P.), 1980. — Structure et phytomasse de taillis de Chêne-vert *Quercus ilex* L. Étude de 3 stations du Montpelierais. *D.E.A., Univ. Sc. et Tech. Languedoc*, p. 1-33.
- MARSTEAU (C.), 1979. — Structure, dynamique et mise en valeur forestière d'une zone à Chêne pubescent. *Mémoire Ing. ENITEF, Station de sylviculture forestière méditerranéenne*, 92 p. + annexes.
- MIGLIORETTI (F.), 1983. — Phytocécologie des peuplements à *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. en Gardiole de Rians (Var). Approche méthodologique pour évaluer la phytomasse des taillis de Chêne vert. *Thèse de 3ème cycle, Saint-Jérôme, Marseille*, 77 p. + annexes.
- MOUNET (J.P.), 1978. — Production de quelques écosystèmes à Chêne pubescent. Évaluation de la biomasse des Chênes pubescents. *Thèse de spécialité, Saint-Jérôme, Marseille*, p. 1-151 + annexes.
- RIVAS-MARTINEZ (Z.), 1975. — La végétation de la classe *Quercetea ilicis* en Espagne et Portugal. *Ann. Inst. Bot. Cavanilles* 31 (2) : 205-259.

LES LICHENS BIOACCUMULATEURS : RÉGRESSION DE LA POLLUTION FLUORÉE DANS LA VALLÉE DE LA ROMANCHE (Isère, France)*

par Gladys BELANDRIA et Juliette ASTA

Laboratoire de Biologie végétale,
Université Scientifique et Médicale de Grenoble, BP 68 — 38402 SAINT-MARTIN D'HERES Cedex

MOTS-CLÉS : Vallée alpine - Pollution fluorée - Lichen - Bioaccumulateur - Cartographie.

KEY-WORDS : Alpine valley - Fluoride pollution - Lichen - Bioaccumulator - Mapping

RÉSUMÉ (Travail original)

Le fluor accumulé dans les thalles de lichens prélevés durant l'été 1984, dans la vallée de la Romanche (Isère, France) soumise à une pollution atmosphérique fluorée a été dosé par électrode spécifique. La carte d'isopollution établie à partir de dosages effectués chez *Xanthoria parietina*, comparée à celle réalisée en 1976, montre une forte diminution de la concentration en fluor des lichens. Ce phénomène est en corrélation avec la baisse du niveau de la pollution fluorée de l'air.

SUMMARY (Original scientific paper)

Lichens as bioaccumulators : decrease of fluoride pollution in Vallée de la Romanche (Isère, France)

In Vallée de la Romanche (Isère, France) which is polluted by fluoride, lichens thallus has been collected in 1984 Summer. The lichens fluoride concentration has been analysed by specific electrode, 1984's isopollution map worked out from fluoride concentration in *Xanthoria parietina* thallus, compared with 1976's one, shows a fluoride's decrease. This is closely correlated with the fluoride air pollution's decrease.

INTRODUCTION

De nombreuses études, tant biogéographiques que biochimiques se sont succédées dans le monde, surtout depuis 1950, démontrant l'influence de la pollution atmosphérique sur le développement des lichens.

En France, les chercheurs ont principalement utilisé les lichens comme indicateurs biologiques de pollution atmosphérique acide (SO_2) (DELZENNE-VAN HALUWYN 1973a et b ; VAN HALUWYN 1978 ; LEROND, 1975, 1976, 1978, 1980, 1981 et 1984 ; AUREAU et BEDENEAU, 1974, 1980a et b, 1981 et 1982 ; DE RUELLE, 1977, 1978, 1981 et 1983 ; RIEUX, BONTE et LOUGUET, 1974 ; GIRAUD, 1984 ; VINCENT, 1968 et BELANDRIA 1985 et 1986).

D'autres, peu nombreux, se sont intéressés au rôle des lichens dans la détection des métaux lourds comme le plomb (DERUELLE et PETIT, 1983), des engrais azotés (DERUELLE, LALLEMANT et ROUX, 1979) et du fluor (ASTA, 1980 ; BEDENEAU, 1980a et b).

En ce qui concerne la pollution fluorée, certains chercheurs ont étudié l'action du fluor sur la morphologie, l'anatomie ou la physiologie des lichens, par des expériences de

fumigation au laboratoire et des transplantations (LEBLANC, COMEAU et RAO, 1971 ; NASH III, 1971 ; COMEAU et LEBLANC, 1972 ; BORTITZ et RANFT, 1972 ; SCHONBECK, 1969 ; DE WIT, 1976 ; STEUBING, 1977 ; SWIEBODA et KALEMBA, 1978).

D'autres ont suivi l'action du fluor dans une aire géographique déterminée et ont dressé des cartes d'isopollution prenant en compte la teneur en fluor dans les thalles de lichens (ROBERTS et THOMPSON, 1980 ; PERKINS *et al.*, 1980 ; OLECH et DUDEK, 1981a et b ; BATIC et MARTINCIN, 1982 ; DAVIES, 1982).

Dans les Alpes (vallées de la Romanche et Val d'Arly), ASTA (1980) a fait des analyses du fluor dans les thalles de lichens afin de comparer les données avec des analyses effectuées parallèlement d'aiguilles d'Épicéa, l'autre à partir des thalles de *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. pouvant être comparées. On pouvait constater l'allure générale similaire d'une carte à l'autre, la pollution fluorée suivant d'abord la forme des vallées et les courbes de niveau. Cependant, la carte établie à partir du lichen présentait une plus grande surface, ce qui permettait de constater que les lichens pouvaient détecter, dans des zones où la pollution n'est pas décelée par les résineux, une teneur en fluor analysable dans les thalles lichéniques supérieure à la valeur normale. Par contre, dans les zones de forte pollution, certaines espèces de lichens avaient complètement disparu alors que les Épicéas étaient persistants.

* Recu le 13 mars 1986, accepté le 8 janvier 1987

I — BUT DU TRAVAIL

A partir du travail effectué antérieurement (ASTA, 1980), il était intéressant de suivre l'évolution de la pollution fluorée dans la vallée de la Romanche et le val d'Arly, entre 1976 et 1984.

Notre objectif était d'effectuer en 1984 de nouvelles analyses du fluor dans les thalles de lichens et d'établir une nouvelle carte d'isopollution pouvant être comparée à celle de 1976. Nous présentons ici les résultats concernant la vallée de la Romanche.

II — PRÉSENTATION DE LA RÉGION ÉTUDIÉE (Fig. 1)

A — LOCALISATION

La vallée de la Romanche se situe dans le département de l'Isère, entre le massif de Belledonne au N, celui des Petites Rousses à l'E et le massif du Taillefer au S. C'est une vallée particulièrement étroite.

Dans la région étudiée, la vallée présente trois orientations différentes :

- S-N, de Bourg-d'Oisans à Rochetaillée ;
- NE-SW, de Rochetaillée à Séchilienne ;
- SE-NW, de Séchilienne à Vizille.

Deux vallées secondaires sont présentes :

- la vallée de l'Eau d'Olle (N-S) qui aboutit à Rochetaillée,
- la vallée de la Lignère (S-N) qui rejoint la Paute.

B — CLIMAT

1. Vents

Aucune donnée météorologique précise n'a pu être fournie sur l'aérodrome dans la vallée. Nous savons cependant que les vents prédominants sont des vents d'ouest. De plus, comme les autres vallées alpines, les courants d'air descendent dans la vallée durant la nuit, puis remontent dans la journée en longeant principalement ici le versant orienté sud-est.

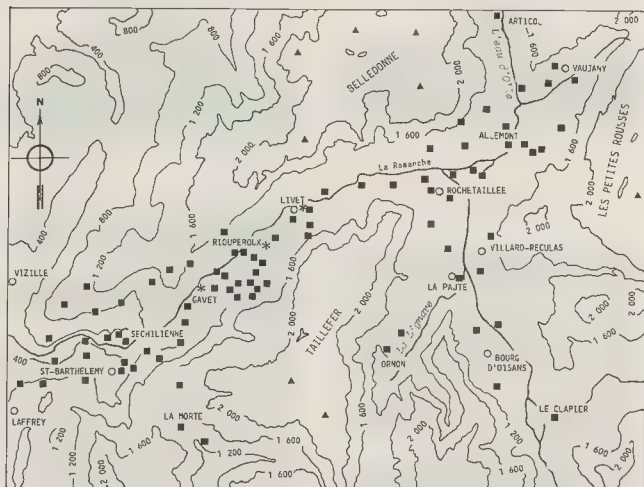


FIG. 1. — Vallée de la Romanche : présentation de la région

■ stations de prélèvements ; * usines émettrices de fluor

2. Précipitations (Tableau I)

Pour les 3 stations : Allemond-le-Rivier (1270 m), Vaujany (722) et Bourg-d'Oisans (720 m), les précipitations annuelles mesurées entre 1951-1980 sont respectivement de 1750, 1328 et 979 mm dépendant essentiellement de l'altitude et de l'exposition des stations.

Dans le cas de la pollution fluorée, les précipitations peuvent jouer un rôle dans le lessivage du fluor accumulé dans les lichens. Ainsi, il est intéressant de considérer les précipitations mensuelles qui peuvent éventuellement influencer la diminution d'accumulation du fluor dans les thalles de lichens.

Le tableau I permet de constater que, durant l'année, les précipitations des mois de juin et juillet sont toujours inférieurs à celles d'août et surtout de septembre.

TABLEAU I

Données climatiques sur la vallée de la Romanche (renseignements recueillis auprès de la Direction de la Météorologie Départementale de l'Isère de St-Martin d'Hères)

		Précipitations en mm					Temp. annuel
		Juin	Juill.	Août	Sept.		
Allemond-le Rivier (1270 m)	1976	88	86	127	214	—	
	1984	90	11	97	280	6.7	
Vaujany (722 m)	1976	86	83	87	162	8.7	
	1984	67	8	78	183	8.2	
Bourg-d'Oisans (720 m)	1976	32	60	73	137	8.3	
	1984	67	2	61	134	7.8	

3. Pollution fluorée

a) Sources (tableau II)

Les fumées industrielles sont produites par l'usine Pechiney (production d'aluminium) située à Rioupéroux et par l'usine d'électrometallurgie de Gavet-Les-Clavaux.

L'usine d'électrometallurgie de Gavet-Les-Clavaux comprend des unités de fabrication de ferro-alliages au four électrique, silico-alliages, corindon et graphite artificiel, ainsi que des unités de séchage de l'alumine et de broyage, concassage de produits naturels. Les émissions contiennent des oxydes métalliques comme MnO_2 , Fe_2O_3 , Al_2O_3 et des fumées fluorées provenant des fondants utilisés dans les fours. Mais le fluor émis par cette usine est en quantité très faible par rapport aux émissions considérables de l'usine de Rioupéroux.

L'usine d'aluminium et de silicium de Rioupéroux est la source principale de fluor. Alors qu'en 1965, l'usine produit 12.000 t/an d'aluminium, en 1975, la production est de 25.000 t/an d'aluminium (tableau II). On estime alors la

quantité de fluor rejetée dans l'atmosphère à 350 t/an. La production d'aluminium est maintenue à 25.000 t/an jusqu'en 1984. Mais à partir de 1978, un système de captation des fumées est installé (série 1 des cuves) ; puis en 1979, démarre la captation dans la série 2, ce qui entraîne une chute considérable des émissions fluorées jusqu'à 124 t/an en 1984.

TABLEAU II

Emission de fluor en t/an dans la vallée de la Romanche (usine d'aluminium de Pechiney de Rioupéroux) (Rapport antipollution, 1984)

1977	1978 (1)	1979 (2)	1980	1981	1982	1983 (3)	1984
334	314	208	148	129	85	118	124

- (1) Démarrage de la captation de la série 1 en avril
- (2) Démarrage de la captation de la série 2 en juillet
- (3) Arrêt du recyclage des poussières en fin d'année

b) Le niveau de pollution fluorée (Tableau III et Fig. 2)

Deux postes ont été mis en place en juin 1978 à Gavet et à Livet, pour mesurer le niveau de pollution de l'air sur papier à la chaux.

D'après les mesures physico-chimiques, on constate une baisse de pollution corrélative à l'installation du système de captation des fumées en 1978.

TABLEAU III

Moyennes annuelles en $\mu g F/m^3$ d'air du niveau de pollution dans la vallée de la Romanche (Document INRA, 1984)

Années	GAVET	LIVET
	$\mu g/m^3$	$\mu g/m^3$
1978	3	2.3
1979	1.7	1.4
1980	1.3	1
1981	0.7	0.6
1982	0.6	0.4
1983	0.9	0.7
1984	0.8	0.6

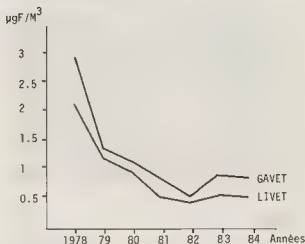


FIG. 2. — Evolution du niveau de pollution dans la vallée de la Romanche exprimé en $\mu g F/m^3$ d'air sur 2 postes (Document INRA, 1984).

III — MATÉRIELS ET MÉTHODE

A — MODALITÉS DE PRÉLÈVEMENTS

Les stations sont les mêmes que celles où ont été effectués les prélèvements de lichens en 1976 (ASTA, 1980). Ces stations ont été choisies sur la carte en fonction de la proximité des usines polluantes, en amont et en aval de la vallée, en altitude, etc.

Les échantillons de lichens ont été prélevés dans la vallée de la Romanche, durant la première quinzaine de septembre 1984 dans les mêmes stations que celles de la première étude de 1976. Quatre espèces corticoles ont été prélevées pour l'analyse : *Parmelia subaurifera* Nyl., *Parmelia sulcata* Tayl., *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. et *Anaptychia ciliaris* (L.). Koerb, ainsi qu'une espèce terricole, *Peligeria canina* (L.) Willd.

Pour comparaison, nous avons choisi comme site non pollué le bois de Chambaran (Isère) d'altitude moyenne 600 m où l'on peut trouver les mêmes espèces lichéniques.

B — MÉTHODE D'ANALYSE

La méthode choisie consiste en une minéralisation par la fiole à oxygène de SCHONIGER, suivi d'un dosage du fluor recueilli dans une solution absorbante au moyen d'une électrode spécifique (LEVAGGI, OYUNG et FELSTEIN, 1971).

Le fluor a été dosé dans les thalles de lichens. La préparation des échantillons ne pose pas de difficultés particulières dans le cas des espèces corticoles, et dans le cas de *Peligeria*, le thalle est soigneusement brossé. Les échantillons ne sont pas lavés avant l'analyse.

1. Minéralisation

Les échantillons sont passés à l'étuve durant 3 jours à 100°C, puis réduits en poudre. On introduit environ 100 mg de poudre de lichen, dans une gélule en acétate de cellulose qui sera fixée dans un porte-échantillon à platine solide au bouchon rodé de la fiole à oxygène. On verse dans cette fiole 20 ml d'une solution absorbante de soude N/10 et 2 µg de fluor, soit 0,1 ppm de fluor préparé à partir d'une solution standard («standard fluoride»). L'adjonction de fluor est nécessaire pour augmenter la sensibilité de l'électrode aux faibles concentrations. La fiole est remplie d'oxygène, puis fermée à l'aide du bouchon rodé sur lequel est fixée la gélule contenant l'échantillon à analyser. Une étincelle électrique enflamme l'échantillon. Les vapeurs fluorées de la combustion sont dissoutes dans la soude N/10 par une agitation de 5 mn. On rajoute 20 ml d'un tampon pH et de force ionique, le TISAB (Total Ionic Strength Adjustment Buffer), qui contient un complexant de CDTA (cyclohexane diamine-tétracétate) pour éliminer les interférences de l'aluminium, du fer et du calcium.

2. Dosage

On analyse les 40 ml de soude et de TISAB contenant les vapeurs fluorées par l'électrode spécifique du fluor, ORION; le potentiel pris par l'électrode est lu directement sur un millivoltmètre de la même marque.

TABLEAU IV

Vallée de la Romanche. Comparaison de la teneur en ion fluor (ppm) dans le thalle de *Xanthoria parietina* entre 1976 et 1984

Stations	1976	1984	Stations	1976	1984	Stations	1976	1984
2	73		31	67	39	48	17	62
11	306		33	105	88	51	110	62
13		30	35	249	56	53	69	24
13		21	36	229	97	55	107	58
19	267	198	37	107	124	55	50	
20	53		41	79		72	76	108
20		29	43		69	72		57
21	313	94	44	136	85	74	54	61
23	499	166	46	180	134	76	140	40
25	87		46	104		78	100	65
29		127	47	148		78	64	

TABLEAU V

Vallée de la Romanche. Comparaison de la teneur en ion fluor (ppm) dans le thalle de *Parmelia subaurifera* entre 1976 et 1984

Stations	1976	1984	Stations	1976	1984
1	72	222	37	119	
3		24	39		73
5		99	43	65	
6	30	30	43		60
8	47		45		44
8		43	47		73
10	123	38	59	100	
14	61		61		32
14	102	48	64	85	82
16		46	66	75	
32	221		68	213	209

TABLEAU VI

Vallée de la Romanche. Comparaison de la teneur en ion fluor (ppm) dans le thalle de *Parmelia sulcata* entre 1976 et 1984

Stations	1976	1984	Stations	1976	1984	Stations	1976	1984
2		84	16	173	77	47		73
3		26	16		54	47		148
4		108	18	36	63	48		17
6	30	38	20	66	43	51		110
8		39	25	149	53	53		69
8	61	29	25	121		55		197
8	53	26	43	143	46	56	78	66
10	106		44		136	59	86	
13		45	45	79	67	61	111	22
14		34	46		180	70		78
14	94							

TABLEAU VII

Vallée de la Romanche. Comparaison de la teneur en ion fluor (ppm) dans le thalles de *Anaptychia ciliaris* entre 1976 et 1984

Stations	1976	1984	Stations	1976	1984
33	184	90	47	26	23
37	150		55	49	
41	51	70	61	50	
43	38		72	62	
44	184		78	154	
45		60	78	79	
46	134				

TABLEAU VIII

Vallée de la Romanche. Comparaison de la teneur en ion fluor (ppm) dans le thalle de *Peltigera canina* entre 1976 et 1984

Stations	1976	1984	Stations	1976	1984
6	30		44		37
14	23		54		6
25	46	25	58	85	37
32	52	30	59	19	13
38	226	110	64	31	9
39		24	70	69	27
42		81	70	41	9
43	48	51	70		66

L'étalonnage se fait avec une gamme de concentrations obtenues par dilution d'une solution de «standard fluoride» et par vérification avec un étalon de concentration connu, le chou de «BOWEN» (en moyenne 5 à 6 ppm de fluor). La relation entre le potentiel et la concentration en fluor est logarithmique. Inscrite sur papier semi logarithmique, elle devient linéaire et on peut lire directement la concentration sur la droite-étalon (actuellement, les données sont saisies par ordinateur et un programme permet d'obtenir directement la lecture sur imprimante).

IV — RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION

Les tableaux IV à VIII présentent la teneur en ion fluor en ppm des lichens pour la vallée étudiée.

L'étude porte sur 86 analyses de thalles de lichens prélevés.

A — COMPARAISON DE LA TENEUR EN FLUOR DES ESPÈCES LICHÉNIQUES EN 1976 ET 1984 (voir tableaux II à X)

Si l'on considère les concentrations en fluor des lichens au niveau des stations où ont pu être effectués les prélèvements en 1976 et 1984, on peut constater dans la majorité des cas, sauf exception, une diminution notable de la teneur en fluor dans les thalles (tabl. II à VIII).

Parmi toutes les espèces analysées (Tabl. IX) *Xanthoria parietina* est l'espèce qui accumule le plus de fluor en moyenne (144 ppm en 1976 et 78 ppm en 1984); puis viennent *Parmelia subaurifera* (96 ppm et 75 ppm), *Parmelia sulcata* (92 ppm et 65 ppm), *Anaptychia ciliaris* (93 ppm et 61 ppm) et *Peltigera canina* (61 ppm et 36 ppm).

Si nous comparons les moyennes de la teneur en fluor en

TABLEAU IX

Teneur moyenne et valeurs extrêmes du fluor (en ppm) de espèces lichéniques, mesurées en 1976 et en 1984.
Teneur en fluor (ppm) des mêmes espèces provenant de site non pollué

VALLÉE DE LA ROMANCHE

Espèces analysées	Moyenne et intervalle de confiance à 95 % en 1976	Valeurs supérieures	extrêmes inférieures	Moyenne et intervalle de confiance à 95 % en 1984	Valeurs supérieures	extrêmes inférieures	Région non polluée
<i>Xanthoria parietina</i>	144 ± 43	489	17	78 ± 19	198	21	2
<i>Parmelia subaurifera</i>	96 ± 30	221	30	75 ± 34	222	24	5
<i>Parmelia sulcata</i>	92 ± 23	173	30	65 ± 15	180	17	5
<i>Anaptychia ciliaris</i>	93 ± 41	184	26	61 ± 45	90	23	2
<i>Peltigera canina</i>	61 ± 39	226	19	36 ± 16	110	6	5

1976 et 1984 dans toutes les espèces analysées, la concentration d'ion fluor dans les thalles est bien plus basse pour l'ensemble des espèces en 1984, ce qui reflète bien une baisse de la pollution fluorée dans la vallée (de 1/3 à la moitié).

Cependant, compte-tenu de la variété spatiale des sites, nous avons cherché à confirmer ces résultats en comparant les proportions de sites à niveau de pollution semblable en 1976 et en 1984. Pour ce faire nous avons établi trois classes de la teneur (x) du fluor en ppm ($x \leq 30$ ppm ; $30 < x \leq 100$ ppm et $x > 100$ ppm) et calculé le nombre de sites correspondant à chacune de ces trois classes pour les espèces représentées dans le plus grand nombre de sites (*Xanthoria parietina*, *Parmelia subaurifera* et *P. sulcata*). Ainsi, d'après le tableau X et la fig. 3, nous constatons que pour chaque espèce lichénique, le pourcentage de sites où les teneurs en fluor sont 100 ppm a diminué en 1984 par rapport à 1976, alors que celui où les teneurs sont 100 ppm ont nettement augmenté en 1984.

TABLEAU X

Comparaison entre 1976 et 1984 du nombre de sites (en %) correspondant aux trois classes de teneur (x) en fluor (en ppm) mesurée dans trois espèces de lichens.

	x ≤ 30		30 < x ≤ 100		x > 100	
	1976	1984	1976	1984	1976	1984
<i>Xanthoria parietina</i>	4	16	38	60	58	24
<i>Parmelia subaurifera</i>	8	13	54	74	38	13
<i>Parmelia sulcata</i>	7	19	53	59	40	22

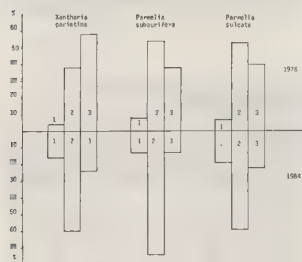


FIG. 3. — Comparaison entre 1976 et 1984 du nombre de sites (en %) correspondant aux trois classes de teneur (x) en fluor (en ppm) mesurée dans trois espèces de lichens.

1. $x \leq 30$ ppm ; 2. $30 < x \leq 100$ ppm ; 3. $x > 100$ ppm.

Lorsqu'on considère les concentrations maximales analysées, on constate qu'en 1984, c'est *Parmelia subaurifera* qui accumule le plus de fluor (222 ppm) ; cette espèce présentait,

d'ailleurs, en 1976, une valeur maximale identique. Par contre, *Xanthoria parietina*, dont nous avions noté en 1976 une concentration extrême supérieure de 489 ppm, présente en 1984 des teneurs relativement plus basses (198 ppm). *Parmelia sulcata* est la seule espèce parmi les lichens analysés à montrer une concentration maximale légèrement supérieure en 1984 à celle de 1976.

Donc, trois espèces sur cinq présentent ainsi des valeurs extrêmes supérieures, moins élevées en 1984 qu'en 1976.

Cependant, les valeurs de la concentration en fluor des lichens établies en 1984 restent encore relativement élevées par rapport à celles des espèces non polluées (de 2 à 5 ppm). A ce sujet, il faut rappeler que les témoins mesurés en 1976 présentaient des valeurs plus élevées (de 8 à 14 ppm) ce qui souligne la difficulté de trouver des zones témoins.

Les faits montrent ainsi que la région choisie (forêt de Chambaran) n'était alors pas entièrement protégée de toute pollution malgré son éloignement des centres industriels producteurs de fluor. A l'heure actuelle il semble que l'on puisse cependant confirmer que cette région peut être considérée comme une bonne zone de référence, car des mesures effectuées dans d'autres régions protégées de France (LAL-LEMANT, communication personnelle) ont fourni des valeurs similaires aux nôtres pour les témoins.

B — ÉTABLISSEMENT DE LA CARTE D'ISOPOLLUTION

Comme en 1979, nous avons cherché à visualiser sur une carte les concentrations en fluor mesurées dans les thalles de lichens. Nous avons utilisé pour dresser la nouvelle carte d'isopollution, *Xanthoria parietina*, seule espèce ayant pu être récoltée dans au moins 25 stations en 1975 et en 1984.

Pour établir la carte, nous traçons d'abord l'enveloppe de la pollution fluorée en considérant les échantillons pollués à teneur supérieure à 30 ppm (isopol 30). Précisons ici que nous avons choisi en 1976 cet isopol 30 afin d'établir une comparaison avec la carte d'isopollution dressée à la même époque à partir des aiguilles d'*Epicea* (GARREC et BATTAIL, 1977). On peut dire que cette valeur correspond grosso modo à la valeur naturelle de la concentration en fluor des aiguilles d'*Epicea*. Bien que les valeurs naturelles de la concentration en fluor des thalles de lichens se soient avérées en 1984 bien inférieures à 30 ppm (tableau IX), nous avons choisi de conserver l'isopol 30 comme isopol le plus faible pour faciliter la comparaison entre la carte de 1976 et celle de 1984 établies à l'aide de *Xanthoria parietina*. Comme en 1976, nous avons également pu tracer deux autres isopols, l'isopol 100 et l'isopol 200.

Cependant, l'établissement de la carte a posé quelques difficultés.

En effet, la plupart des stations dans lesquelles a été récoltée *Xanthoria parietina* sont situées dans la partie est de la carte, région plus agricole où l'envahissement en nitrates des écorces favorise l'installation de cette espèce nitrophile. Mais, si dans cette région orientale, le tracé de l'isopol 30 et 100 a pu être aisément réalisé, il n'en a pas été de même dans la partie occidentale de la carte où *Xanthoria parietina* a été retrouvé dans seulement trois stations, permettant cependant de localiser l'isopol 30 (deux stations au nord de Séchillienne et une station près de La Morte).

Nous avons donc cherché à comparer les concentrations en fluor de *Xanthoria parietina* et des autres lichens. Nous constatons que seul *Parmelia sulcata* a été trouvé dans 9 stations, communes avec celles de *Xanthoria parietina*, et

dans 7 stations sur 9, *Parmelia sulcata* présente des teneurs en fluor supérieures à celles de *Xanthoria parietina* d'environ 45 ppm. Compte-tenu de cette observation et de la localisation de *Parmelia sulcata* dans la partie ouest de la région étudiée, on peut se permettre de tracer la localisation probable des isopols 30 et 100 dans la région occidentale de la carte.

Uniquement 6 analyses de thalles de *Xanthoria parietina* ont donné des valeurs supérieures à 100 ppm et une seule station montre un teneur en fluor de 198 ppm (Rochetaillée).

Nous avons donc limité l'isopol 100 à ce seul site.

Xanthoria parietina, comme toutes les espèces corticoles, est absent dans le fond de la vallée entre Séchillienne et Livet

Cependant, *Peltigera canina* est présent dans quelques stations et *Parmelia subaurifera* a été trouvé sur les flancs de la vallée à partir de 1 000 mètres d'altitude. La présence de cette flore lichénique nous autorise donc, comme en 1976, à extrapoler le tracé des isopols 30 et 100 entre la partie orientale et la partie occidentale de la carte, dans le couloir le plus étroit de la vallée.

Compte-tenu de ces difficultés et malgré les preuves de la diminution des teneurs en fluor dans les thalles, nous avons préféré représenter les isopols 30 et 100 de la région ouest de

la carte par des pointillés afin de souligner que ce tracé résulte d'une estimation et non d'un nombre important d'analyses de thalles de *Xanthoria parietina*.

C — COMPARAISON DE LA CARTE D'ISOPOLLUTION ÉTABLIE EN 1976 ET EN 1984 AVEC *XANTHORIA PARIETINA* (Fig. 4 et 5)

L'allure générale est similaire d'une carte à l'autre, la pollution suivant d'abord la forme des vallées et les courbes de niveau.

La carte de 1976 montre que les isopols sont bien étalés le long de la vallée. Par contre, en 1984, on peut souligner un rétrécissement général de l'ensemble des isopols.

Si l'on fait la comparaison de l'isopol 30 entre 1976 et 1984, on constate que dans ce dernier cas la surface délimitée par la courbe s'est considérablement réduite. On peut donc en conclure que les concentrations en fluor des thalles de lichens ont diminué et que la superficie de la région géographique atteinte est beaucoup moins étendue en 1984 qu'en 1976, tant en surface qu'en altitude.

L'isopol 100 ppm avait pu être tracé en 1976 jusqu'au SE

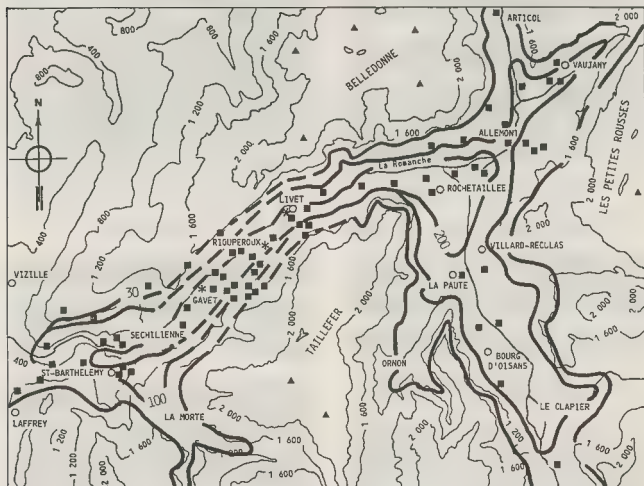


FIG. 4 — Vallée de la Romanche carte de la pollution fluorée (1976) établie à partir des concentrations en ion fluor de *Xanthoria parietina* (d'après ASTA, 1980)

■ stations de prélèvements ; * usines émettrices de fluor ; isopols 30, 100 et 200 ppm.

0 3 km

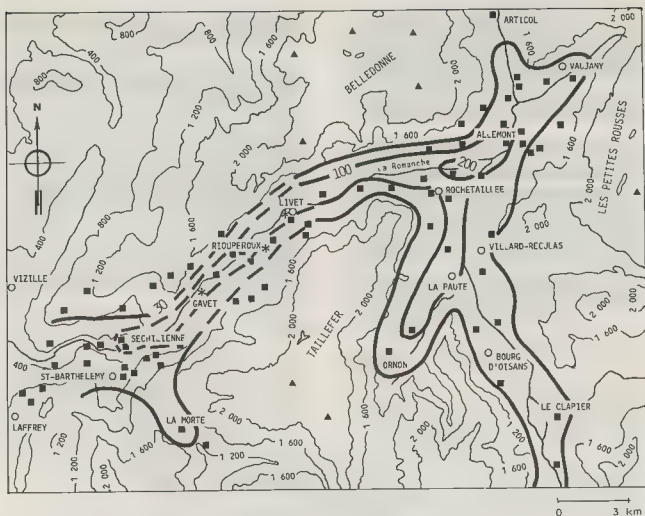


FIG 5 - Vallée de la Romanche carte de la pollution fluorée (en 1984) établie à partir des concentrations en ion fluor dans les thalles de *Xanthoria parietina*.

μ stations de prélèvement ; * usines émettrices de fluor ; isopols 30, 100 et 200 ppm

du Clapier, au SW de St-Barthélemy et au NE de Vaujany. Par contre, en 1984 cet isopol a complètement disparu dans les sites précédemment mentionnés ; il a considérablement rétréci dans l'ensemble : de 8,5 km dans la région SE jusqu'à la Paute, de 6 km depuis Vaujany jusqu'à Allemont et, fort probablement de 3 km de La Morte à St-Barthélemy.

Enfin, si l'on considère l'isopol 200, compte-tenu des remarques faites précédemment, on peut dire qu'il a considérablement diminué par rapport à celui de 1976.

V — DISCUSSION ET CONCLUSION

La comparaison des dosages effectués dans les lichens récoltés en 1976 et en 1984, ainsi que la comparaison des cartes d'isopollution établies à partir du *Xanthoria* à ces mêmes dates nous permettent de constater une baisse de la concentration en fluor des lichens dans l'ensemble de la région étudiée, y compris en altitude.

Les mesures physico-chimiques de la pollution fluorée ont été réalisées à partir de capteurs sur papier à la chaux (INRA, 1984) placés sur deux postes dans la vallée (voir tableau III).

Grâce aux systèmes de captation et d'épuration installés depuis 1978 sur les cuves, l'usine de Riouperoux est arrivée à baisser les émissions du fluor gazeux (HF) d'environ 50 %.

La baisse de concentration en fluor dans les thalles de lichen apparaît donc bien être le reflet de la baisse de pollution fluorée atmosphérique. Ce fait confirme le rôle que peuvent jouer les lichens dans la biodétection de la pollution atmosphérique, par leur capacité d'accumulation de polluants.

Cependant, il faut rappeler que les lichens sont capables de fournir une bonne indication intégrée non seulement du niveau de pollution atmosphérique mais aussi de la pluviosité. En effet, des études effectuées dans la vallée de la Maurienne (ASTA et GAREC, 1980) ont permis de constater que dans les lichens corticoles soumis à pollution fluorée, il pouvait y avoir une augmentation hautement significative de la concentration en fluor dans les thalles lorsque la pluviosité était inférieure à 50 mm/mois et une diminution de la concentration pour une pluviosité supérieure à 50 mm/mois.

Dans le cas des observations effectuées dans la vallée de la Romanche, on pouvait se poser la question de savoir si la baisse de la teneur en fluor dans les thalles n'était pas due à

une forte pluviosité durant les mois précédant le prélèvement des échantillons. Si nous considérons les moyennes mensuelles des précipitations durant l'été 1976 et 1984 de 3 stations de la région étudiée (tableau I), nous constatons que les mois de juillet et août ont été plus secs en 1984 qu'en 1976. Ce n'est donc pas la pluviosité qui a pu faire baisser la concentration en fluor des thalles de lichens. Par conséquent, la variation de la teneur en fluor des lichens est réellement due à la seule variation de la pollution atmosphérique.

De plus, des observations effectuées sur le terrain nous ont permis de constater par exemple sur un talus isolé en bordure de route, à proximité de l'usine de Rioupéroux, la formation de nombreux thalles primaires de *Cladonia*, jusqu'alors inconnus dans ce site. Ainsi la baisse progressive de pollution se traduit déjà par un début de recolonisation par les lichens.

Alors que les études concernant la pollution acide ont permis, par l'observation de la végétation lichénique sur le terrain, la mise au point de différentes méthodes d'estimation de la pollution, aucun travail d'évaluation similaire n'a pu être effectué quant à la pollution fluorée. A défaut, la méthode utilisée dans le présent travail basée sur la technique de dosages du fluor apparaît ainsi très sensible, de grande précision et d'utilisation simple. Les précautions à prendre son inhérentes aux conditions de terrain : présence des espèces lichéniques en fonction d'une région donnée et période de prélèvements des échantillons en fonction des précipitations.

Ces faits soulignent tout l'intérêt que présentent les lichens comme bioindicateurs en matière de polluants, ces végétaux pouvant, en absence de mesures physico-chimiques de la teneur en fluor de l'atmosphère, être considérés comme des témoins sensibles et fiables de la qualité de l'air. Alors que la plupart du temps les travaux concernant la pollution fluorée avaient permis de mettre en évidence l'utilisation des lichens en tant qu'accumulateurs dans les cas d'extension de la pollution, nous voyons ici que les lichens peuvent également jouer le rôle de témoins non discutables d'une régression de la pollution. Avec la méthode de dosage du fluor utilisée, il est possible, à l'aide des lichens, d'effectuer une surveillance ou un suivi de la pollution fluorée dans toute région donnée, quel que soit le sens d'évolution de la pollution.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTA (J.), 1980. — *Flore et végétation lichéniques des Alpes Nord-occidentales : écologie, biogéographie, écophysiologie, biodétection de la pollution fluorée*. Thèse Doctorat d'État, Grenoble, 249 p.
- ASTA (J.) et GARREC (J. P.), 1980. — Étude de l'accumulation du fluor dans les lichens d'une vallée alpine polluée. *Environ. Poll.*, A, 21 : 267-286.
- AUREAU (F.) et BEDENEAU (M.), 1974. — Essai de cartographie de la pollution à l'aide des épiphytes. *Rev. For. Fr.*, 26, (5), 353-360.
- BATIC (F.) et MARTINCIN (A.), 1982. — The influence of fluorides from the aluminum reduction plant at Kidricevo, Slovenia, Yugoslavia, on the Epiphytic vegetation. *Biol. Vest.*, 30 (2), 1-22.
- BEDENEAU (M.), 1980a. — *Évolution des caractères morphologiques, anatomiques et biochimiques de quelques lichens subsistant en milieu forestier pollué*. Thèse Univ. Orléans, 120 p.
- BEDENEAU (M.), 1980b. — Évolution de la flore lichénique épiphyte dans un massif forestier soumis à pollution. *Bull. Inst. Ecol. Appl.*, 7, (3-4), 63-91.
- BEDENEAU (M.), 1981. — Réaction des épiphytes à l'évolution de la pollution atmosphérique d'une forêt. Comparaison de deux cartographies à quatre ans d'intervalle. *Rev. For. Fr.*, 28 (4), 293-296.
- BEDENEAU (M.), 1982. — Évolution de la flore lichénique dans un massif forestier soumis à pollution. I. Modifications morphologiques. *Cryptogamie, Bryol. Lichenol.*, 3, (3), 249-263.
- BELANDRIA (G.), 1985. — *Détection de la pollution acide par les lichens dans la région lyonnaise*. Rapport USMG, DDASSR, 76 p.
- BELANDRIA (G.), 1986. — *Lichens et pollution atmosphérique dans la région Rhône-Alpes : biodétection de la pollution acide et fluorée, effet des polluants sur la germination des spores*. Thèse d'Université, Écologie, Grenoble, 177 p.
- BORTITZ (S.) et RANFT (H.), 1972. — Zur SO₂ und H₂SO₄ Empfindlichkeit von Flechten un Moosen. *Biol. Zbl.*, 91, 613-628.
- COMEAU (G.) et LEBLANC (F.), 1972. — Influence du fluor sur le *Funaria hygrometrica* et l'*Hypogymnia physodes*. *Can. J. Bot.*, 50, (4), 847-856.
- DAVIES (F.), 1982. — Accumulation of fluoride by *Xanthoria parietina* growing in the vicinity of the bedfordshire brickfields. *Environ. Pollut.*, (series A) 29 : 198-196.
- DELZENNE-VAN HALUWYN (C.), 1973 a. — *Contribution à l'étude de la distribution des lichens épiphytes dans le Nord de la France : application au problème de la pollution atmosphérique*. Thèse Doctorat d'État Pharmacie, Lille, 162 p.
- DELZENNE-VAN HALUWYN (C.), 1973b. — *Contribution à l'étude de la distribution des lichens épiphytes dans le Nord de la France : application au problème de la pollution atmosphérique*. *Poll. Atm.*, 68, 415-420.
- DERUELLE (S.), 1977. — Influence de la pollution atmosphérique sur la végétation lichénique des arbres isolés dans la région de Mantes (Yvelines). *Rev. Bryol. Lichenol.*, 43 (2), 134-158.
- DERUELLE (S.), 1978. — Étude comparée de la sensibilité de trois méthodes d'estimation de la pollution atmosphérique en utilisant les lichens comme indicateurs biologiques, dans la région de Mantes (Yvelines). *Rev. Bryol. Lichenol.*, 44, (4), 429-441.
- DERUELLE (S.), 1981. — *Effets de la pollution atmosphérique sur la végétation lichénique dans le Bassin Parisien*. Rapport final de la convention de Recherche n°79.15.
- DERUELLE (S.), 1983. — *Écologie des lichens du Bassin Parisien. Impact de la pollution atmosphérique (engrais, SO₂, plomb)*. Thèse Doctorat, Paris, 359 p.
- DERUELLE (S.), LALLEMAN (R.) et ROUX (C.), 1979. — La végétation lichénique de la basilique Notre-Dame de l'Épine (Marnes). *Doc. Phytosoc.*, V.S., 4, 217-234.
- DERUELLE (S.) et PETIT (P.), 1983. — Preliminary studies on the net photosynthesis and respiration response of some lichens to automobile pollution. *Cryptog. Bryol., Lichenol.*, 4 (4), 269-278.
- DE WIT (T.), 1976. — Epiphytic lichens and air pollution in the Netherlands. *Bilthsa Lichen*, 5, 1-227.
- GARREC (J.P.) et BATAILL (C.), 1977. — Étude et cartographie de la pollution fluorée dans les massifs forestiers des vallées de la Romanche (Isère) et de l'Arly (Savoie). *Poll. Atm.*, 74, 149-154.
- GIRAUD (M.), 1984. — *Estimation de la pollution atmosphérique dans l'agglomération de Limoges par l'étude des lichens coralloïdes*. Thèse Doctorat État Pharmacie, Limoges, 149 p.
- LEBLANC (F.), COMEAU (G.) et RAO (D.N.), 1971. — Fluoride injury symptoms in epiphytic lichens and mosses. *Can. J. Bot.*, 49 (9), 1691-1698.
- LEROND (M.), 1975. — Les lichens épiphytes du parc naturel régional de Brotonne. Intérêt pratique pour la mise en évidence des zones de pollution atmosphérique. *Rev. Soc. Sav. Hie-Normandie*, 78, 5-32.
- LEROND (M.), 1976. — Établissement d'une carte de la pollution atmosphérique à partir de l'observation des lichens épiphytes. *Bull. Inst. APBG*, Rouen, juin, 5-26.

- LEROND (M.), 1978. — Courbes d'isopollution de la région de Rouen obtenues par l'observation des lichens épiphytes. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 106, 73-84.
- LEROND (M.), 1980. — Lichénogéographie de la Basse-Seine. Application à la cartographie de la pollution atmosphérique. *Actes Mus. Rouen*, 3, 33-69.
- LEROND (M.), 1981. — *Les lichens épiphytes en Normandie orientale. Distribution, sociologie et application à la cartographie de la pollution atmosphérique*. Thèse Doctorat, Rouen, 165 p.
- LEROND (M.), 1984. — Utilisation des lichens pour la cartographie et le suivi de la pollution atmosphérique. *Bull. Ecol.*, 15, 7-11.
- LEVAGGI (D.A.), OYUNG (W.) et FELDSTEIN (M.), 1971. — Microdétermination de fluorure en végétation by oxygen Bomb Combustible and Fluoride ion Electrode Analysis. *J. Air. Poll. Control. Assoc.*, 21, (5), 277-279.
- NASH III (T.H.), 1971. — Lichen sensitivity of hydrogen fluoride. *Bull. Torr. Bot. Club*, 98, (2), 103-106.
- OLECH (M.) et DUDEK (K.), 1981a. — Epiphytic lichens of Skawina (Southern Poland). *Prace Bot.*, DLXVI, (8), 173-189.
- OLECH (M.), KAJFOSZ (J.), SZYM CZYK (S.) et WODNIECKI (P.), 1981b. — Fluorine content in epiphytic lichens and mosses. *Prace Bot.*, DLXVI, (8), 163-171.
- PERKINS (D.F.), MILLAR (R.O.) et NEEF (P.C.), 1980. — Accumulation of airborne fluoride by lichens in the vicinity of an aluminum reduction plant. *Envir. Poll.*, série A, 21, (1), 155-168.
- RIEUX (R.), BONTE (J.) et LOUGUET (P.), 1979. — Possibilités de l'utilisation d'indicateurs biologiques phanérogamiques et cryptogamiques de la pollution atmosphérique dans les zones urbaines : cas de la ville de Crétail. *Poll. Atm.*, 81, 24-30.
- ROBERT (B.A.) et THOMPSON (L.K.), 1980. — Lichens as indicators of fluoride emission from a phosphorus plants, long Harbour Newfoundland, Canada. *Can. J. Bot.*, 58, 2218-2228.
- SCHONBECK (H.), 1969. — Eine Methode zur Erfassung der biologischen Wirkung von Luftverunreinigungen durch transplantierte Flechten. *Staub-Reinhalt. Luft.*, 29, (17), 14-18.
- STEUBING (L.), 1977. — The value of lichens as indicators of immission local. In *Vegetation Science and Environmental Protection*. MIYAWAKI (A.), TUXEN (R.) et OKUDA (S.), Ed. Tokyo, Haruzen, 235-246.
- SWIEBODA (M.) et KALEMBA (A.), 1978. — The lichen *Parmelia physodes* (L.) Ach. as indicator for determination of the degree of atmospheric air pollution in the area contaminated by fluorine and sulphur dioxide emission. *Acta Soc. Botan. Poloniae*, XLVII, (1-2), 25-40.
- VAN HALUWYN (C.), 1978. — *Application de la Bryolichénologie à l'évolution des pollutions atmosphériques acides dans la région Nord-Pas-de-Calais*. Contrat tranche B Conseil Scientifique de la Faculté de Lille, 16 p.
- VINCENT (J.P.), 1968. — *Contribution à l'étude et à la cartographie de la pollution atmosphérique de la ville de Toulouse, à l'aide des épiphytes et des épilithes*. Thèse 3ème cycle, Toulouse, 174 p.

L'ACIDIFICATION DES SOLS*

par M. BONNEAU, E. DAMBRINE, C. NYS et J. RANGER

INRA - Station de Recherches sur le Sol, la Microbiologie, la Nutrition des Arbres Forestiers
Centre de Recherches Forestières — CHAMPÉNOUX 54280 SEICHAMPS

MOTS-CLÉS : Acidification du sol - Acidité du sol - Pouvoir tampon du sol - Dépôt acide - Bilan de protons - Dépérissement forestier.

KEY-WORDS : Soil acidification - Soil acidity - Acid neutralizing capacity - Acid deposit - Proton balance - Forest depersishment

RÉSUMÉ (Travail original)

L'acidification des sols, qui s'exprime par la baisse de leur pH, est la conséquence de l'abaisssement progressif de leur capacité à neutraliser des acides. Celle-ci résulte des apports continus au sol de protons d'origine externe ou interne à l'écosystème. Les principaux agents acidifiants d'origine externe sont les dépôts acides humides et secs et les apports de fertilisants, en particulier ammoniacaux. Le prélèvement préférentiel des cations par rapport aux anions par la végétation forestière, la minéralisation, la transformation et l'oxydation de la matière organique, l'oxydation des composés azotés et de composés minéraux présents dans certaines roches constituent les principales sources internes de protons. Soumis à ces apports acides, le sol met en oeuvre différents systèmes tampons au fur et à mesure que le pH décroît ou que le flux instantané de protons est élevé : système tampon des carbonates, des silicates, des argiles et des composés de l'aluminium.

La technique du bilan de protons permet de chiffrer l'influence relative des différentes sources de protons sur le sol.

Différentes études montrent que, dans des écosystèmes très pollués, les apports de protons d'origine externe peuvent dépasser ceux d'origine interne. Ce phénomène, s'exerçant sur des sols forestiers déjà très appauvris, pourrait participer à l'apparition du dépérissement forestier en Europe.

INTRODUCTION

A propos du dépérissement des forêts qui sévit dans presque toutes les montagnes d'Europe et même aux États-Unis, certaines écoles de chercheurs, notamment celle de B. ULRICH (1983) en Allemagne, retiennent comme cause essentielle une acidification accrue des sols sous l'influence de facteurs externes (pollution atmosphérique).

Sans prendre partie à ce sujet dans cet article, il est utile de remarquer que, sur beaucoup de matériaux dérivés de roches-mères acides, tels que les arènes de granites leucocrates, les grès ferrugineux, les vieux limons à histoire complexe, les sols forestiers soumis par l'homme à des exportations permanentes de bois et parfois, à des époques plus anciennes, de litière, ont un complexe absorbant très faiblement saturé, de l'ordre de 5 à 10 %. On peut en conséquence

SUMMARY (Original scientific paper)

Soil acidification

Soil acidification, which can be assessed by the decrease of soil pH, results from a reduction of the acid neutralising capacity (ANC) of the soil. It is the consequence of continuous protons inputs from external or internal origins. Atmospheric (wet and dry) deposition, and fertilizers (especially NH_4) inputs are the main external acidifying agents. Biological uptake of cations, nitrification, deprotonation of CO_2 and organic acids, and oxydation of some mineral rock compounds produces the largest part of the internal proton load. Submitted to these acidic inputs, the soil reacts by successive buffer systems as the pH declines: hydrolysis of calcium carbonates and silicates, cation exchange and release of Al^{3+} from al hydroxo compounds. The extent and cause of soil acidification may be quantified by developing a H^+ budget.

Different studies show that in highly polluted ecosystems the external proton inputs can be higher than the internal ones. Such proton inputs on already very acid forest soil may favorize forest decline in Europe.

(intuitivement) penser que ces sols pourraient être très sensibles à des apports acides supplémentaires.

Pour évaluer ce phénomène et ses conséquences, il est nécessaire de préciser la notion d'acidification, l'importance relative des différents agents acidifiants ainsi que les mécanismes mis en jeu par les sols lorsqu'ils sont soumis à des apports acides. Nous nous limiterons intentionnellement au cas des écosystèmes forestiers sous climat tempéré humide.

I — DÉFINITION DE L'ACIDIFICATION

L'acidification recouvre deux phénomènes. La baisse du pH du sol et l'acidification s.s.. La baisse du pH du sol est le paramètre qui présente le plus d'intérêt pour les parties de la discipline écologique qui se préoccupent des relations sol-plantes ou sol-animaux.

Cependant, cet abaissement du pH n'est qu'une consé-

quence plus ou moins différée de l'acidification s.s. c'est-à-dire de l'abaissement progressif de la capacité du sol à neutraliser des acides ou «acid neutralising capacity» ANC (Van Breemen *et al.*, 1985). En effet lorsque des phénomènes naturels ou anthropiques apportent au sol, ou y libèrent, des ions H^+ , celui-ci réagit contre cet apport grâce à son «pouvoir tampon».

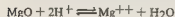
Un apport de protons au sol ne conduit pas nécessairement à une baisse de pH si le pouvoir-tampon est suffisant. Il est évident par exemple que le pH d'un sol calcaire recevant des protons ne s'abaissera pas sensiblement ; mais sa réserve de carbonates sera entamée. Progressivement il la perdra totalement et ce sont d'autres systèmes tampon qui entreront alors en jeu.

Le pouvoir tampon de la fraction minérale du sol ou ANC est fonction de la présence de composants minéraux (silicates, carbonates, oxydes, hydroxydes) capables de se comporter en «puits» de protons, c'est-à-dire de se transformer en consommant des ions H^+ . D'après VAN BREEMEN *et al.* elle correspond, pour la fraction minérale du sol, à la somme des composants basiques (susceptibles de se dissoudre en absorbant des protons), diminuée de celle des composants acides forts (qui se comportent comme «sources» de protons), exprimée en concentrations molaires et mesurée par l'analyse totale.

$$ANC = 6 [Al_2O_3] + 6 [Fe_2O_3] + 2 [FeO] + 4 [MnO_2] + 2 [MnO] + 2 [CaO] + 2 [MgO] + 2 [Na_2O] + 2 [K_2O] - 2 [SO_3] - 2 [P_2O_5] - [HCL]$$

En effet, d'une manière générale, le nombre d'équivalents protons consommés lors de la dissolution d'un constituant minéral du sol est égal au nombre d'équivalents cations libérés. Inversement, le nombre d'équivalents protons libérés lors de l'oxydation d'un composé acide est égal au nombre d'équivalents anions mis en solution.

On peut écrire par exemple :



On peut définir de la même manière le pouvoir tampon de la fraction organique du sol. Cependant, ses variations au cours du temps sont généralement considérées comme négligeables par rapport au pouvoir tampon minéral de sorte qu'il n'en est pas tenu compte dans les bilans.

Les différentes réactions de neutralisation des protons apportés ou produits dans le sol mettent en jeu simultanément ou successivement, à des pH de plus en plus bas, les différents systèmes tampons du sol qui composent sa capacité à neutraliser les acides.

II — PRINCIPAUX PROCESSUS LIBÉRANT OU CONSOMMANT DES PROTONS DANS LE SOL

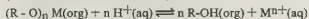
On peut artificiellement séparer les protons mis en jeu dans le sol suivant que leur origine est interne à l'écosystème, liée à l'activité biologique, ou externe, en relation avec des apports météoriques ou de fertilisants.

1. PROCESSUS «INTERNES»

1.1. Accumulation d'éléments dans la biomasse végétale

Les plantes prélèvent dans le sol des anions et des cations dont une partie est plus ou moins longtemps immobilisée dans les tissus végétaux destinés à faire retour au sol ou à être exportés. Dans une forêt par exemple, les feuilles produites retombent après quelques mois ou quelques années ; le bois par contre représente une immobilisation qui peut durer jusqu'à 150 ou 200 ans. Quelle que soit la proportion de ce bois qui sera réellement exportée de la forêt, on peut considérer que les éléments contenus dans la masse ligneuse sont pour très longtemps perdus par le sol.

L'absorption d'un cation métallique par les racines d'une plante équivaut à la libération par la plante d'un ou plusieurs protons, suivant la valence du cation. Par contre, le retour d'un cation au sol par minéralisation équivaut à une consommation d'un ou plusieurs protons suivant la réaction (VAN BREEMEN *et al.*, 1984)



org : phase matière organique

aq : solution du sol

R : radical organique

M : cation

A : anion

Inversement, l'absorption d'anions équivaut à une consommation de protons et leur libération, par minéralisation des débris végétaux, à une production.



Une immobilisation de cations dans la biomasse correspond donc à une acidification du sol, tandis qu'une immobi-

TABLEAU 1

Calcul des protons libérés (+) ou consommés (-) annuellement par ha en fonction de l'immobilisation I d'éléments dans deux cas : hêtre à 120 ans (ULRICH, 1973), pineraie de 15 ans (RANGER, 1981).

Éléments	ULRICH (1973)		RANGER (1981)	
	I	Kg équival. de protons	I	Kg équival. de protons
N - NO ₃	4.67	-0.33	2.86	-0.20
N - NH ₄ ⁺	9.33	+0.66	5.73	+0.41
P	2.60	-0.25	0.60	-0.06
S	1.74	-0.11	0.86 (1)	-0.06
K	7.00	+0.18	8.80	+0.22
Ca	7.00	+0.35	7.50	+0.37
Mg	1.60	+0.13	1.80	+0.15
TOTAL		+0.63		+0.84

(1) L'immobilisation de soufre n'est pas donnée par RANGER. Elle a été calculée en appliquant un rapport pondéral S/N de 0,10

lisation d'anions correspond au contraire à une consommation de protons. En général, du moins en matière forestière, l'immobilisation des cations l'emporte sur celle des anions de sorte que la production ligneuse correspond globalement à une acidification du sol, temporaire si le bois produit n'est pas exporté, définitive en cas d'exploitation.

Le tableau 1 indique par exemple le flux de protons libéré annuellement dans une futaie de hêtre et un peuplement de pin laricio, en faisant l'hypothèse que l'azote absorbé l'est aux 2/3 sous forme de NH_4^+ et pour 1/3 sous forme de NO_3^- . L'acidification calculée est de l'ordre de 0,73 kg-équivalent (1) de H^+ par hectare et par an; pour la neutraliser il faudrait apporter chaque année 37 kg de calcaire.

La sylviculture, à travers les flux d'éléments minéraux exportés hors de l'écosystème, influe donc notablement sur l'acidification des sols. Les sylvicultures fondées sur des rotations rapides et une exportation totale de la biomasse favorisent donc notablement une acidification accrue des sols (RANGER et BONNEAU, 1985).

1.2. Minéralisation et évolution de la matière organique

La dissolution dans la solution du sol d'une certaine proportion du CO_2 produit par la minéralisation des débris végétaux et par la respiration des racines et organismes vivants du sol libère des ions H^+ suivant la réaction :



Ainsi, PACES (1985), dans l'étude d'un bassin versant où l'eau de pluie a un pH de 4,27 et ne contient pas de bicarbonate, et où l'eau de l'émissaire a un pH de 7,14 et exporte annuellement, par ha de surface du bassin, 6,3 kg de carbone sous forme de bicarbonate, attribue à la dissolution de CO_2 la libération dans le sol de 0,52 kg-équivalent de H^+ par an.

Par ailleurs, la transformation et l'oxydation de la matière organique du sol libère des acides organiques de diverse nature et en proportion variable en fonction des conditions de milieu. Leur dissociation, au pH du sol, libère des protons qui sont susceptibles de jouer un rôle déterminant dans l'acidification du sol, comme les travaux de pédologie générale le soulignent depuis plusieurs décennies (DUCHAUFOUT, 1983). On peut en trouver une illustration dans la perte de cations échangeables survenue en 180 ans environ dans une parcelle de la forêt de Citeaux où l'on a fait évoluer un taillis-sous-futaie à chêne et charme en futaie pure de chêne (tableau 2). Cette modification du traitement sylvicole a provoqué une transformation du mul-modér en un modér dysmodér. La productivité totale n'a probablement pas beaucoup évolué quantitativement de sorte que la transformation de l'humus semble bien l'unique facteur responsable de la perte de cations échangeables. Le ralentissement du cycle biologique, soupçonné au départ d'avoir pu conduire à une accumulation de cations dans les horizons holorganiques du dysmodér, n'est pas en cause, comme le montre la première ligne du tableau. L'entraînement des cations par des acides organiques produits en plus grandes quantités semble donc la cause essentielle de l'appauvrissement constaté (SLAK et SURAN, 1982; BONNEAU et RANGER, 1984).

Inversement, la polymérisation des acides organiques conduit à la formation de composés à caractère très faiblement acide qui sont susceptibles de capter des protons du sol.

1.3. Transformations liées au cycle de l'azote

Les principales transformations sont la fixation, symbiotique ou non, d'azote atmosphérique, l'ammonification, la nitrification et la dénitrification.

L'absorption d'azote atmosphérique et sa fixation dans la biomasse sous forme protéique ne met pas en jeu de protons.

TABLEAU 2

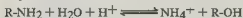
Appauvrissement en cations d'un sol lessivé sur limon (forêt de Citeaux, Loir et Cher) à la suite d'une évolution du peuplement et du type d'humus

	Ca				K				Mg			
	TSF		F		TSF		F		TSF		F	
	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ	$\bar{x}$	σ
Milligrammes d'éléments totaux pour un volume de 260 cm ³ comprenant les horizons L, F, H et A ₁	59	15	50	15	12	2	10	2	60	11	41	15
m.e.q. pour 100 g d'éléments échangeables en :												
A ₁ /A ₂ (10 à 25 cm de profond.)	0.106	0.040	0.079	0.027	0.087	0.030	0.061	0.015	0.156	0.091	0.088	0.029
A ₂ /B (25 à 40 cm de profondeur)	0.104	0.040	0.098	0.053	0.103	0.021	0.083	0.026	0.518	0.217	0.337	0.264

F : futaie de chêne à dysmodér
TSF : taillis sous futaie à mul-modér
 $\bar{x}$: moyenne, σ : écart-type

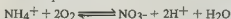
(1) Le kg équivalent de protons (kg-eq ou keq) correspond à mille équivalents-grammes de H^+

Par contre la production d'un ion ammonium à partir d'un substrat organique azoté se traduit par la consommation d'un proton suivant la réaction :



où R représente la matière organique.

La transformation de l'ion ammonium formé en nitrate libère deux protons dans le sol suivant la réaction :



L'absorption par une plante ou un microorganisme ou la réduction par dénitrification de l'ion nitrate formé consomment par contre un proton.

Le bilan des protons produits et consommés lors des réactions successives ammonification + nitrification est donc nul si le nitrate est absorbé par les plantes ou les microorganismes du sol. S'il est drainé en profondeur, le bilan est positif (1 proton formé).

Dans certains écosystèmes forestiers, cet effet peut être considérable. Ainsi VAN MIGROET et COLE (1985) rapportent que, dans une forêt d'aulne rouge, la fixation symbiotique d'importantes quantités d'azote atmosphérique, ensuite ammonifié puis nitrifié, conduit au lessivage de 2,16 kg moles de NO_3^- /ha et par an, accompagnées d'une perte équivalente de cations (soit l'équivalent de 86 kg de Ca).

En pratique, dans un sol où le stock d'azote est constant, le bilan des protons produits par tous les phénomènes liés au cycle de l'azote est égal à :

(sortie de NO_3^- - entrée de NO_3^-) - (sorties de NH_4^+ - entrée de NH_4^+)

1.4. Échange de protons

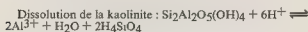
L'adsorption d'un proton de la solution du sol sur la capacité d'échange d'une argile équivaut à une consommation de protons suivant la réaction simplifiée suivante :



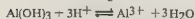
Inversement, l'échange d'un cation de la solution avec un proton fixé sur la capacité d'échange d'un colloïde équivaut à une libération de proton, et à une augmentation de l'ANC.

1.5. Altération et néoformation

Les réactions de dissolution et de transformation des minéraux carbonatés ou silicatés ainsi que des oxydes et hydroxydes métalliques consomment des protons. Différents exemples de ces réactions sont indiqués ci-dessous :



Dissolution de la gibbsite :



Inversement, les néoformations d'argiles ou d'oxyhydroxydes à l'état de gel ou cristallins sont productrices de protons. Ce phénomène prend une importance particulière dans les horizons profonds des sols où interviennent des néoformations d'argile et dans certains sols hydromorphes par suite de la réoxydation et de la réhydroxylation du fer réduit et solubilisé pendant les phases anoxiques (BRINKMANN, 1970).

Le nombre de protons mis en jeu dans ces réactions dépend en grande partie du degré d'hydroxylation final de l'aluminium et donc du pH des solutions. La mise en oeuvre, à travers ces réactions, du pouvoir-tampon du sol est détaillée plus loin.

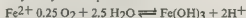
1.6. Oxydation de composés minéraux

Certaines roches-mères contiennent des composés métalliques dont l'oxydation libère des protons.

Le fer et le manganèse sont les deux éléments généralement impliqués dans ces processus. L'exemple le plus fréquent est celui de l'oxydation de la pyrite de fer :



suivie de l'oxydation du fer ferreux et de la précipitation d'hydroxyde ferrique



Cette réaction très acidifiante, a une portée limitée en ce qui concerne l'acidification en raison de la faible abondance de la pyrite dans les roches.

2. ORIGINE EXTERNE

Dans les écosystèmes non ou peu perturbés par l'homme, les apports externes de protons par les précipitations sont faibles mais non nuls et résultent de différents processus : dissolution du CO_2 atmosphérique, libération de SO_2 par les volcans et les océans, apports de NH_4^+ par l'atmosphère...

Au cours du XXème siècle, les apports liés aux activités humaines sont devenus prépondérants dans les pays industrialisés du fait de la forte consommation d'hydrocarbures ou de charbon dans l'industrie, le chauffage domestique ou les transports, ainsi que de l'intensification de la fertilisation agricole et en particulier ammoniacale

2.1. Apports de protons par les pluies et les dépôts secs

Les pluies, dans les régions industrielles, ont le plus souvent un pH compris entre 4 et 5 ; elles sont donc environ 10 fois plus acides que si leur charge en protons n'était due qu'à la dissolution de CO_2 atmosphérique, ce qui leur conférerait un pH d'environ 5,6. Elles contiennent essentiellement de l'acide sulfurique, de l'acide nitrique et de l'acide chlorhydrique qui proviennent de la transformation, au cours de leur transport dans l'atmosphère, des oxydes de soufre et d'azote (SO_2 , NO, NO_2) libérés par les combustions. Ces transformations sont complexes, impliquant l'ozone, l'eau oxygénée et les radicaux OH présents dans la troposphère. L'acide chlorhydrique provient essentiellement du chlore libéré par la combustion de certaines matières plastiques.

Ces acides sont véhiculés soit sous forme d'aérosols, soit après captage par les gouttes d'eau dans les nuages. L'eau de pluie arrivant au sol est donc chargée des acides contenu dans les nuages (rain out) auxquels s'ajoutent les aérosols lessivés

par les gouttes de pluie au cours de leur chute (wash-out). Par ailleurs, les aérosols acides se déposent directement sur les feuillages ou le sol en dehors des épisodes pluvieux et sont ensuite transférés au sol par l'eau qui lessive les feuilles. Enfin, des gaz non transformés (SO_2 , NO , NO_2) peuvent également se déposer à la surface des organes végétaux où ils se transforment également en acides au contact de l'eau transpirée ou déposée par condensation de vapeur. L'ensemble de ces dépôts d'aérosols et de gaz constitue le dépôt sec.

L'apport de protons par la pluie est facilement mesurable par l'analyse des solutions recueillies dans les pluviomètres à condition qu'un mécanisme convenable en assure la fermeture entre les épisodes pluvieux.

L'évaluation des apports par dépôt sec est par contre relativement difficile. Les acides déposés sur les feuilles par les dépôts secs ou ceux contenus dans l'eau qui ruisselle à leur surface sont partiellement neutralisés par des cations sécrétés par le végétal. L'apport acide au sol n'en est pas diminué pour autant car le végétal est susceptible d'absorber, à partir du sol, une quantité équivalente de cations compensateurs et de libérer ainsi des protons dans sa rhizosphère. L'ensemble du phénomène équivaut donc au transfert interne, des feuilles au sol, des protons déposés, combiné à leur concentration au voisinage des racelles. L'interface sol-racines est donc un lieu privilégié d'acidification du sol, du fait de ce transfert, ainsi que de l'absorption normale de cations.

L'importance quantitative de ces apports acides est très variable selon les régions. Ils sont moins élevés par exemple à l'Ouest de la France (70 % des pluies ont un pH compris entre 4,5 et 5,7, à Rostrenen en Bretagne) qu'à l'Est (70 % des pluies ont un pH de 4 à 4,9 à Phalsbourg), (HENNEQUIN *et al.*, 1984).

ULRICH (1984) chiffre l'apport de protons dans le Solling, en Allemagne du Nord, sous le vent de la Rhur, à 0,8 kg-équivalent par ha et par an à découvert, 2 kg-équivalents sous le couvert d'une hêtraie, et 4 sous une pessière. PACES (1985) mesure ou estime un apport total de protons de 0,85 kg-éq. sous le couvert d'une forêt dans une région rurale de Tchécoslovaquie (dont 0,37 par dépôt humide et 0,48 par dépôt sec de SO_2) et de 6 kg-éq. sous une forêt de région fortement industrialisée (dont 0,46 par dépôt humide et 5,54 par dépôt sec).

2.2. Apport d'ammonium

L'apport d'azote par les pluies qui peut à l'heure actuelle, atteindre 30 ou 40 kg par ha et par an dans certaines régions, se fait en partie sous forme de nitrates et sous forme de NH_4^+ . La nitrification de l'ammonium apporté est susceptible de libérer 2 protons par ion de nitrate formé et exporté.

2.3. Certains métaux et en particulier l'aluminium apportés sous forme de cations dans les pluies sont susceptibles de s'hydroxyler dans le sol en libérant des protons.

La façon que prennent ces métaux au cours de leur transfert à travers le sol dépend du pH des solutions du sol. Dans les sols peu acides, les formes hydroxylées prédominent alors que ce sont les formes ioniques qui persistent dans les sols à pH très bas. Le pouvoir acidifiant de ces métaux dépend donc de leur constante d'acidité et de la différence entre le pH des précipitations et le pH du sol.

Les apports atmosphériques de métaux sont généralement très faibles, de sorte que leur rôle dans la libération de protons au sein de l'écosystème est minime. Le tableau 3 rappelle l'ensemble des apports exogènes dans le Solling d'après ULRICH (1984).

TABLEAU 3

Apports exogènes acides dans une hêtraie et une pessière du Solling (ULRICH, 1984) en kg-équivalents de H^+ /ha⁻¹/an⁻¹

	sous hêtraie	sous pessière
H ⁺ dans la pluie	0.80	0.80
H ⁺ des dépôts secs	1.20	3.20
Fer dans la pluie	0.05	0.05
Fer dans les dépôts secs	0.05	0.05
Manganèse	0	0
Aluminium dans la pluie	0.10	0.10
Aluminium dans les dépôts secs	0.15	0.20
Ammonium dans la pluie	0.80	0.80
Ammonium dans les dépôts secs	0	0.10
Total	3.15	5.30

III — MISE EN OEUVRE DU POUVOIR TAMPON DU SOL

Il a été indiqué plus haut que la capacité du sol à neutraliser les acides, c'est-à-dire son pouvoir tampon, résultait en majeure partie de la composition minérale du sol. Soumis à un apport de protons, le sol met en jeu simultanément ou successivement différents systèmes tampons correspondant aux différentes fractions minérales qui le composent. Lorsqu'une de ces fractions a épuisé son pouvoir tampon le pH du sol s'abaisse et c'est une autre fraction qui entre en jeu. L'ordre suivant lequel ces différents systèmes tampons interviennent est déterminé par les constantes d'équilibre des réactions considérées. On peut définir ainsi un certain nombre de systèmes tampons ou phases (ULRICH, 1983) par le domaine de pH à l'intérieur duquel ils sont actifs, par leurs pouvoirs tampons respectifs, c'est-à-dire par l'apport de protons correspondant à la solubilisation totale des composés tampons (carbonates...) des systèmes considérés et par le flux maximal annuel admissible de protons qu'ils pourraient neutraliser, ce qui correspond aux vitesses maximales de ces réactions.

Si l'apport réel de protons (endogène ou exogène) dépasse à un moment donné le flux admissible, le pH de la solution du sol s'abaisse ; ce sont alors les réactions de la phase suivante qui entrent en action. Le flux exceptionnel passé, le pH remonte et le sol revient à la phase antérieure. Les « poussées d'acidité » (par exemple de fortes poussées de nitrification ou une période de fort apport de H_2SO_4 , en hiver) provoquent donc l'intervention temporaire de systèmes tampons qui ne sont pas mobilisés en période normale.

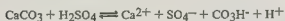
Par ailleurs, les différents horizons du sol, qui se distinguent par leur pH et leur composition minérale, ne font pas intervenir simultanément les mêmes systèmes tampons.

1. SYSTÈME TAMPON LIÉ À LA DISSOLUTION DES CARBONATES

La dissolution du carbonate de calcium intervient notablement dès que le pH est inférieur à 8 de sorte qu'il constitue,

lorsqu'il est présent, le premier système tampon actif lors de l'acidification.

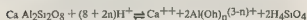
Les protons apportés par l'eau d'infiltration sont consommés par les carbonates de calcium et de magnésium suivant les réactions de ce type :



Si les carbonates sont finement divisés dans le sol leur présence maintient le pH entre 8,6 et 6,2. Pour 10 cm de sol à 1% de CaCO_3 , la capacité tampon est de 150 kg eq. de H^+ /ha et le flux total admissible est au moins de 2 kg eq. de H^+ /an (ULRICH, 1983).

2. SYSTÈME TAMPON ASSOCIÉ À LA MISE EN SOLUTION DES IONS ALCALINS ET ALCALINO-TERREUX DES SILICATES

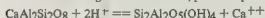
Ce système tampon est peu actif en présence de CaCO_3 . Lorsque celui-ci n'est pas ou plus présent, la dissolution des minéraux absorbe des protons suivant des réactions dont voici un exemple :



Anorthite

(2)

Les minéraux silicatés primaires peuvent donner naissance à des minéraux argileux secondaires, par exemple :



anorthite

kaolinite

Pour des valeurs de $\text{pH} > 5$ c'est-à-dire lorsque l'aluminium se trouve majoritairement sous forme hydroxylée, le nombre de protons consommés dans ces réactions correspond à la valeur des cations alcalins et alcalino-terreux libérés dans les solutions. En ce qui concerne le bilan de protons consommés, ces réactions équivalent donc à des échanges d'ions.

Le pouvoir tampon ainsi que la vitesse de réaction de ces systèmes dépendent en grande partie de la composition et du type de silicate. Pour des roches sédimentaires et pour 10 cm d'épaisseur de sol à 1% de silicate, ULRICH (1983) estime le pouvoir tampon de ces réactions à 75 kmol de H^+ et le flux maximal admissible entre 0,2 et 2 kmol/ha/an.

Pour des valeurs de $\text{pH} < 5$, le nombre de protons consommés augmente du fait de la mise en solution de l'aluminium (cf. paragraphe 4). Parallèlement la vitesse de dissolution des silicates augmente et donc le flux maximal admissible de protons.

3. SYSTÈME TAMPON LIÉ À L'ÉCHANGE DE CATIONS ET À LA TRANSFORMATION DES ARGILES

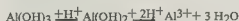
Lorsque le pH des solutions du sol s'abaisse, les cations

adsorbés sur la capacité d'échange des argiles sont susceptibles d'être remplacés par des protons. Il s'ensuit une désaturation progressive des argiles que reflète en partie l'évolution du pH du sol. Pour des pH compris entre 4,2 et 5, ce qui correspond à une saturation de la capacité d'échange inférieure à 20% l'aluminium extrait des réseaux silicatés s'intercale entre les feuillets des argiles sous une forme d'hydroxy-polymères, ce qui entraîne une réduction de la CEC et donc une perte de cations échangeables.

ULRICH (1983) chiffre à 7 keq de H^+ /ha le pouvoir tampon de ce système pour 10 cm de sol à 1% d'argile. Le flux admissible est élevé lorsque le taux de saturation est élevé. Il s'abaisserait à 0,2 keq de H^+ /ha/an pour un taux de saturation voisin de 10%.

4. SYSTÈME TAMPON LIÉ À LA DISSOLUTION DES COMPOSÉS DE L'ALUMINIUM

La réduction et la déshydroxylation des composés de l'aluminium hérités de la roche mère ou formés lors de l'altération des minéraux silicatés consomment des protons suivant des réactions complexes que l'on peut représenter très schématiquement suivant ces deux exemples :



acide organique

Ces réactions interviennent notablement pour des pH 5, la déshydroxylation de l'aluminium étant d'autant plus poussée que le pH est bas.

ULRICH estime pour 10 cm de sol à 1% d'argile le pouvoir tampon de ce système à 150 Keq de H^+ /ha et le flux maximal admissible à des valeurs élevées.

5. SYSTÈME TAMPON LIÉ À LA MISE EN SOLUTION DU FER

Le fer peut être considéré comme insoluble dans des conditions de potentiel oxydant, aux valeurs de pH classiquement observées dans les sols. Cependant il peut être solubilisé sous la forme de complexes et contribuer ainsi, parallèlement à l'aluminium, à neutraliser les protons d'origine organique.

L'intervention des différents systèmes tampons indiqués ci-dessus consomme les apports exogènes ou endogènes de protons et limite les variations de pH de la solution du sol. Les ions transférés dans la solution en échange des protons diffèrent beaucoup suivant les systèmes tampon mis en jeu, cations alcalins et alcalino-terreux dans les premières phases, aluminium, fer et également manganèse dans les dernières. Outre le pH du sol, la composition des eaux de drainage nous permet donc de déterminer les systèmes tampons actifs du sol, et l'état de consommation de l'ANC.

(2) Le symbolisme de manière très schématique les différents degrés d'hydroxylation de l'aluminium correspondant aux différents composés hydroxylés monomériques $\text{Al}(\text{OH})_3$, $\text{Al}(\text{OH})_2^+$, $\text{Al}(\text{OH})^+$, $\text{Al}(\text{OH})_2^{2+}$ ou polymères dont l'existence est encore actuellement l'objet de controverses. n est égal à 3 pour des pH > 5 , et diminue avec le pH.

IV — BILANS DE PROTONS DANS LES SOLS EN VOIE D'ACIDIFICATION

Dans tout système clairement délimité, où l'on sait mesurer les entrées et les sorties d'un élément, le bilan entrées-sorties permet de chiffrer la consommation de cet élément par le système. Nous avons vu que l'acidification s.s. d'un système de sol correspondait à la consommation de protons par ce système, c'est-à-dire à la diminution de sa capacité à neutraliser les acides. Pour chiffrer la diminution du pouvoir tampon du sol ainsi que les contributions spécifiques des différents agents exogènes ou endogènes, on cherche donc à isoler des systèmes de différentes tailles et à en connaître les flux entrants et sortants.

Les systèmes sont des arbres, des horizons de sol ou des bassins versants. Les mesures de flux d'éléments se font par des mesures de minéralomasse (végétation), des techniques lysimétriques (sols) ou hydrologiques (bassins versants). Plus les systèmes étudiés sont simples et homogènes, plus ils fournissent de données précises sur les contributions spécifiques de tel ou tel phénomène. Ainsi, la libération et la consommation de protons d'origine organique ne peut être mesurée qu'à l'échelle de l'horizon. Inversement, l'intégration de mesures concernant le sol dans un système plus vaste de type bassin versant permet de distinguer les processus biologiques des processus géochimiques.

L'établissement du bilan des protons (tableau 4) dans un

système passe par la détermination des bilans partiels des protons produits et consommés dans les principales réactions décrites plus haut. Le tableau 4 rassemble les réactions suivant qu'elles constituent des «sources» ou des «puits» de protons (VAN BREEMEN *et al.*, 1984).

Le bilan de protons réel est bien entendu équilibré. Le bilan mesuré l'est rarement. Les déséquilibres mis en évidence sont l'occasion de vérifier les estimations, d'envisager l'existence de processus non pris en compte ou d'estimer par défaut l'intensité d'un phénomène difficilement mesurable directement, par exemple le dépôt sec (PACES, 1985).

L'étude par cet auteur (tableau 5) de 4 bassins versants sur substrats cristallins dont deux situés en milieu forestier rural peu pollué (X_0 , X_8), un en milieu agricole fertilisé en azote (X_7) et le dernier en milieu forestier dépérissant et fortement pollué (X_{14}), permet de comparer, à l'échelle d'un bassin versant, les flux de protons induits par différents agents acidifiants. Dans les deux bassins forestiers ruraux, les apports de protons d'origine externe et interne sont proches et faibles ; ces apports sont compensés par l'altération de sorte que l'exportation de protons hors du bassin est nulle. Dans le bassin agricole, l'apport de protons est fortement augmenté par suite de la nitrification d'engrais ammoniacaux et associé au drainage de quantités importantes de nitrates hors du bassin, et du fait de l'exportation par les cultures. Les flux de protons dans le bassin forestier fortement pollué sont très élevés et dominés par l'apport acide du dépôt sec. Dans ce bassin, très appauvri, les flux ne sont que

TABLEAU 4

Principaux processus pris en compte lors d'un bilan de protons. D'après VAN BREEMEN *et al.*, 1983

Apport atmosphérique — précipitations liquides et solides — fixation atmosphérique (H^+, NH_4^+, CO_2^+, N_2, NH_3, NO_x, SO_2, H_2S)	Exportation de gaz potentiellement acides (N_2, NH_3, NO_x, SO_2, H_2S, CO_2)	
Sources de H^+	Puits de H^+	
Réactions d'oxydation	Réaction de réduction	
Prélèvement biologique de cations	Libération de cations par minéralisation	Végétation
Libération d'anions par minéralisation	Prélèvements biologiques d'anions	
Immobilisation de cations (adsorption, précipitation)	Libération de cations (désorption, altération)	
Solubilisation d'anions (désorption, altération)	Immobilisation d'anions (adsorption, précipitations)	
Dissociation de H_2CO_3	Protonation des carbonates	
Dissociation d'acides organiques	Protonation d'acides organiques	
Complexation d'ions métalliques	Décomplexation d'ions métalliques	
Hydroxylation de l'aluminium	Déshydroxylation de l'aluminium	
		↓
		drainage de H^+

TABLEAU 5

*Contribution relative des principaux producteurs (+) et consommateurs (-) de protons (en Kg/ha/an)
dans 4 bassins versants tchécoslovaques d'après PACES 1985 modifié*

	Bassin forest. rural 0	Bassin forest. rural 8	Bassin agric. 7	Bassin forest. pollué dépréssant 14
Apport d'H ⁺ par précipitations humides	0.42	0.37	0.39	0.46
Dépôts sec (oxydation de SO ₂ atmosphérique)	0.47	0.47	(0.5)	5.54
Dissociation de CO ₂	0.24	0.52	0.47	0
Immobilisation d'éléments minéraux dans la biomasse	0.51	0.6	2.32	(0.2)
Transformation de l'azote	0.13	0.13	1.92	1
Altération (dissolution et désaturation du sol)	-1.02	-1.44	-4.04	-6.24
Exportation d'H ⁺ par drainage	0	0	0	-0.05

partiellement tamponnés par l'altération de sorte que des quantités notables de protons mais aussi d'aluminium sont exportées à l'exutoire.

V — PORTÉE BIOLOGIQUE DE L'ACIDIFICATION DES SOLS

L'acidification progressive des sols est une réalité. L'abaissement de leur pH ne la traduit cependant que rarement du fait de leur pouvoir tampon et de la restauration permanente en cations des horizons de surface, aux dépens des horizons profonds, par le jeu des remontées biologiques.

Mais, dans certaines régions, elle est devenue évidente au cours des deux dernières décennies. Ainsi des mesures de pH effectuées dans des podzols du Sud-Ouest de la Norvège, à des endroits rigoureusement repérés il y a 20 ans, ont tout récemment mis en évidence une baisse de 0,5 à 1 unité pH dans tous les horizons (DAHL, communication personnelle).

L'intensité des apports externes de protons est très variable suivant les endroits. Elle est particulièrement forte dans les régions exposées à de fortes précipitations acides ou chargées en substances potentiellement acidifiantes, et dont le couvert végétal possède un fort pouvoir de captation des aérosols.

Les boisements résineux des régions fortement industrialisées présentent sur ce point le maximum de risques. Ainsi, en Bade-Wurtemberg, l'apport de protons sur des peuplements d'épicéas, mesuré dans les pluviostations, varie de 3 kg-eq. par an dans les régions Stuttgart-Ludwigshafen à 0,15 kg-eq. près du Lac de Constance (ÉVERS, 1985). L'intensification des exportations de biomasse dans certains de ces peuplements favorise en outre l'acidification des sols.

La baisse de pH des sols soumis à de forts apports acides dépend du type de sol et de la phase tampon dans laquelle il se trouve. Elle sera d'autant plus rapide qu'il est riche en quartz

et pauvre en minéraux facilement altérables et en argile. Si l'on part d'un sol calcaire on peut estimer que l'acidification, quelle que soit son origine, a plutôt des conséquences heureuses. Les sols calcaires ont de nombreuses propriétés défavorables vis-à-vis de la végétation (chlorose ferrique ou manganique, faible vitesse de minéralisation de l'azote) et la gamme des espèces forestières qui peuvent y être cultivées sans inconvénient est assez réduite.

Après décarbonatation totale du sol, l'acidification n'a que des conséquences très limitées sur le plan biologique, malgré un changement très perceptible de la végétation spontanée, tant que l'on se situe à des valeurs de pH $\geq$ 5. La dissolution des silicates contribue au maintien de la saturation du complexe argilo-humique ; par ailleurs l'apport d'azote atmosphérique constitue une fertilisation non négligeable pour la productivité des peuplements.

L'acidification ne devient vraiment nuisible pour la production végétale que lorsque la saturation de la CEC décroît fortement. La désaturation du complexe et la diminution de la CEC liée à l'augmentation du taux de polymères hydroxyalumineux interfoliaires peuvent conduire alors à des difficultés de nutrition. On observe fréquemment à ces valeurs de pH ($\sim$ 4,5) une évolution défavorable de l'humus vers le modeer symptomatique d'un ralentissement du cycle biologique, notamment de la minéralisation de l'azote. A ce stade, il peut déjà apparaître une certaine baisse de production accompagnée d'un changement de la faune, de la flore et de la microflore de sol. Le sol reste cependant encore relativement fertile et les plantes ne souffrent pas de troubles graves. Mais, dans un peuplement végétal à potentiel de prélèvement sensiblement réduit, les flux intenses de nitrates ont du mal à être absorbés ($\sim$ découplage de la production et de l'absorption de NO₃⁻ selon ULRICH) et ce phénomène accélère le processus d'acidification. L'évolution régressive de l'humus accroît la production d'acides organiques.

L'accroissement de la part de l'aluminium, dans la saturation du complexe absorbant, par rapport au calcium et au magnésium, favorise la lixiviation de ces derniers (HILDEBRAND, 1985). Les difficultés d'alimentation en calcium, magnésium ou potassium, s'ajoutant au lessivage de ces élé-

ments à partir des feuilles, peuvent déclencher des phénomènes de carence.

C'est la libération, continue pour des $\text{pH} \sim 4$, ou temporaire lors d'épisodes climatiques particuliers (pointes de nitrification), d'aluminium et éventuellement de métaux lourds, dans la solution du sol, plus que l'accroissement de la concentration en protons qui serait nocive. En effet, de nombreuses recherches ont montré que l'excès d'aluminium dans les solutions pouvait conduire à une forte limitation de l'extension en longueur des racines (TISCHNER *et al.*, 1983 ; HUETTERMANN et ULRICH, 1984), à une diminution des sites d'adsorption du calcium et du magnésium sur les racines, à une baisse importante de la teneur en calcium dans les parois cellulaires, ainsi qu'à des nécroses à la périphérie du cylindre central des radicelles et au niveau du méristème apical. Le seuil de toxicité de l'aluminium dans les solutions du sol semble se situer entre 50 et 15 mg/litre de Al, ce qui correspond, dans les conditions expérimentales choisies, (TISCHNER *et al.*, 1983) à un rapport molaire Ca/Al égal à 1 dans la solution du sol. Cette inhibition du développement racinaire se répercuterait sur les possibilités d'alimentation en eau et en éléments nutritifs.

Les analyses d'eaux gravitaires ou capillaires de sols sur lesquels se développent des peuplements variablement touchés par le déperissement montrent que les teneurs en aluminium des solutions sont généralement inférieures à ces valeurs (VAN PRAAG *et al.*, 1985), mais une toxicité temporaire n'est pas exclue lors de circonstances particulières (pointes de nitrification). L'abaissement du pH favorise par ailleurs la mobilisation d'autres métaux lourds (Mn, Zn, Cd) dont certaines formes pourraient être toxiques pour les plantes.

D'après THORMANN (1986) l'absorption de cadmium par les plantes pour une teneur en Cd total du sol de 10 ppm est 10 fois plus forte à pH 5 et 100 fois plus forte à pH 4 qu'à pH 6.

Cependant, sauf dans certains cas très particuliers (épandage de boues résiduaires), les niveaux atteints par ces éléments dans les sols sont très inférieurs aux seuils de toxicité connus.

En résumé, dans les phases initiales de l'acidification, les dommages se limitent à une réduction de la disponibilité en éléments nutritifs, tandis que dans les phases finales où l'aluminium est libéré à l'état ionique dans la solution du sol, de véritables carences apparaissent qui pourraient être aggravées par certains phénomènes de toxicité.

Dans certains cas d'acidification extrême (PACES, 1985), la faiblesse de la capacité tampon du sol ne permet plus la neutralisation totale des apports acides : ce sont alors des quantités importantes de protons et d'aluminium qui sont drainées vers les cours d'eau et les lacs. La faune et la flore de ces milieux est beaucoup plus sensible à ces agressions que les végétaux terrestres comme en témoigne la mort biologique de nombreux lacs canadiens et scandinaves situés dans un environnement forestier peu déprimant.

CONCLUSION

La libération de protons dans le sol consécutive à une production interne ou à un apport externe entraîne une diminution progressive du pouvoir tampon total du sol, suivie elle-même d'un abaissement du pH. Dans des sols à pouvoir tampon élevé cette évolution est très lente et imperceptible à l'échelle humaine. Par contre, les sols à faible pouvoir tampon initial, soumis à de forts apports externes, sont susceptibles de s'acidifier plus rapidement et de développer des

carences ou des toxicités pour la végétation et la vie aquatique en aval.

Si les techniques de mesure de l'acidification des sols ont été mises au point depuis relativement longtemps, la prise de conscience de l'acuité du phénomène est récente, et on a probablement longtemps sous-estimé le sens profond et les conséquences de l'amenouement de la saturation du sol en calcium et en magnésium. La bonne adaptation apparente de certains types de végétation à cette situation cachait les risques de désordres plus graves. Le déperissement actuel pourrait n'être que l'expression de la plus faible capacité des sols de forêt à réagir contre une aggravation des conditions d'environnement. On peut se demander si la pollution acide accrue des dernières décennies n'a pas eu une action intense sur des écosystèmes qui, par aboutissement de phénomènes plus anciens et plus lents, avaient perdu leur résilience.

BIBLIOGRAPHIE

- BONNEAU (M.), RANGER (J.), 1984. — Effect of an oak on a silty acid soil. Changes in humus form and exchangeable cations. In «State and Change of Forest Ecosystems. Indications in Current Research». Edited by C.I. AGREN. Sued. Univ. Sci. Dpt. Ecology and Environmental Research Report n°13, 245-249.
- BRINKMAN (R.), 1970. — Ferrollysis, a hydromorphic soil forming process. *Geoderma*, 3, 199-206.
- DUCHAUFOR (Ph.), 1983. — Pédologie (DUCHAUFOR et Souchier) Tome 1 : Pédogenèse et classification. Ed. Masson Paris, 491 pages.
- DUPRAZ Ch., LEONG (F.), BONNEAU (M.), 1986. — Effets des boissements résineux sur l'évolution de la fertilité du sol : les premiers résultats obtenus sur bassins versants expérimentaux du Mont-Lozère (Lozère France). *Ann. Sci. Forest.* 43 (2) : 147-164.
- EVERS (F.H.), 1985. — Niederschlagsanalysen zur Ergänzung boden- und nadelanalytischer Untersuchungen in der Waldschadenforschung. *Statuskolloquium P.E.F.*, Karlsruhe. 5-7 mars 1985. 199-213.
- HENNEQUIN (C.), HERVOUE (C.), BRUN (C.), CENAC (N.), CHEYMOL (D.), ZEPHORIS (M.), 1984. — La surveillance des retombées atmosphériques. In «Livre blanc sur les pluies acides. Première approche scientifique du problème en France. Secrétariat d'Etat à l'Environnement et à la Qualité de la Vie
- HILDEBRAND (E.), 1985. — Ionengleichgewichte in Mineralböden von Fichtenstandorten mit nadelanalytisch festgestellten Ca-Mg und K Mangelzuständen. *Statuskolloquium P.E.F.* Karlsruhe 5-7 mars 1985.
- HUETTERMANN (A.), ULRICH (B.), 1984. — Solid phase - Solution-Root interactions in soil subjected to acid deposition. *Phil. Trans. R. Soc. LONDON B.* 305, 353-368.
- LOVETT (G.M.), LINDBERG (S.E.), 1984. — Dry deposition and canopy exchange in a mixed oak forest as determined by analysis of throughfall - *Journal of applied Ecology*, 21 : 1013-1027.
- PACES (T.), 1985. — Sources of acidification in Central Europe estimated from elemental budgets in small basins. *Nature* 315 : 31-36.
- RANGER (J.), 1981. — Étude de la minéralomasse et du cycle biologique dans deux peuplements de Pin laricio de Corse dont l'un a été fertilisé à la plantation. *Ann. Sci. Forest.* 38 (1) : 127-158.
- SLAK, SURAN, 1982. — Rapport de fin d'étude E.N.G.R.E.F. Centre de Nancy.
- THORMAN (A.), 1986. — Belastungen des Bodens durch Schwermetalle. *Forstw. Cbl.* 105 (1) : 39-47.
- TISCHNER (R.), KAISER (U.), HUETTERMANN (A.), 1983. — Untersuchungen zum Einfluss von Aluminiumionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhängigkeit vom pH-Wert. *Forstw. Cbl.* 102, 324-336.

- ULRICH (B.), 1973. — Influence de la fertilisation sur le cycle des éléments nutritifs dans les écosystèmes forestiers. *C.R. du symposium International FAU-JUFRO sur l'utilisation des engrais en forêt*. Paris, p. 23-24.
- ULRICH (B.), 1983. — Stabilität von Waldökosystemen unter dem Einfluss des «Sauren Regens» *Allgemeine Forstzeitschrift*, 670677
- ULRICH (B.), 1984. — Effects of air pollution on forest ecosystems and water. The principles demonstrated at a case study in Central Europe. *Atmospheric Environment* 18 ; 621-628.
- VAN BREEMEN (N.), DRISCOLL (C.T.), MULDER (J.), 1984. — Acidic deposition and internal proton sources in acidification of soils and waters. *Nature* vol. 307, 599-604
- VAN MIGROET (H.), COLE (D.W.), 1985. — Acidification measures in red alder and Douglas fir soils. Importance of nitrification *Soil Sc. Soc. of Am. J.* 49 (5) : 1274-1279.
- VAN PRAAG (H.M.), WEISSEN (F.), 1985. — Aluminium effects on spruce and beech seedlings. 1 preliminary observations on plant and soil. *Plant and Soil*, 83 (3) : 339-356.
- VAN PRAAG (H.H.), WEISSEN (F.), SOUGNEZ-REMYS (.), CARLETTI (G.), 1985. — Aluminium effects on spruce and beech seedling II Statistical analyses of sand culture experiments. *Plant and Soil*, 83 (3) : 339-356.

LES CYCLES SAISONNIERS DES PRINCIPALES ESPÈCES DE BLATTES (DICTYOPTÈRES BLATTARIA) RÉCOLTÉES À LAMTO (Côte d'Ivoire)*

par Jean ARBEILLE

École Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie
46, rue d'Ulm — 75230 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Blattes - Dictyoptères Blattaria - Savane préforestière - Cycle saisonnier - Côte d'Ivoire.

KEY-WORDS : Cockroaches - Dictyoptera Blattaria - Forest-savanna mosaic - Seasonal cycle - Ivory Coast.

RÉSUMÉ (Travail original)

Dans la savane préforestière de Lamto (Côte d'Ivoire), les cycles saisonniers de 19 espèces de Blattes sont étudiés grâce à des méthodes de capture quantitatives (effectuées dans différents faciès de savane) et semi-quantitatives (en lisière et en forêt). En savane, la plupart des espèces sont monovoltines ou bivoltines. Ces dernières, largement dominantes, semblent les plus aptes à supporter les conditions environnementales profondément modifiées lors du passage annuel des feux de brousse. Le cycle de deux des trois espèces collectées en forêt montre un important recouvrement des générations. De façon générale, il semble exister une tendance à l'augmentation du nombre de générations annuelles lorsqu'on passe des zones de savane brûlées annuellement, aux zones épargnées du feu puis à la forêt.

SUMMARY (Original scientific paper)

Seasonal cycles of 19 species of cockroaches (Dictyoptera Blattaria) were studied in the area of Lamto (Ivory Coast). The cockroaches were collected by quantitative sampling techniques (in various types of savanna) and by traps (in the forest and along the edge of the forest). In the savanna habitat, most of species showed univoltine cycle or divoltine cycle; divoltine species were the most numerous ones and showed a better ability to endure the environmental effects of the fire. The cycle of two species out of the three collected in the forest habitat presented an important generations overlap. Furthermore, the number of annual generations seems to increase from species collected in periodically burnt savanna to species in plots protected from fire and to species captured in the forest habitat.

1 — INTRODUCTION

Les Blattes, que l'on considère actuellement comme les plus anciens Insectes connus, comptent environ 4.000 espèces décrites à ce jour dans le monde, la plupart étant tropicales. Ainsi, pour 18 espèces françaises et 23 pour la Péninsule Ibérique, on en dénombre 54 en Afrique du Nord (GANGWERE et MORALES AGACINO, 1970) et environ 360 en Afrique de l'Ouest et dans les pays du bassin du fleuve Zaïre (KUMAR, 1975).

S'il existe dans la littérature scientifique de nombreux articles sur différents aspects comportementaux et sur la physiologie des Blattes, les travaux effectués en milieu naturel sont plus rares et consistent le plus souvent — notamment en ce qui concerne l'Afrique — en inventaires (voir par exemple KUMAR, 1975). En fait, c'est probablement sur le

continent américain, notamment en République de Panama, que l'écologie des Blattes a été la plus étudiée jusqu'à ce jour, au travers de travaux sur la structure des peuplements (voir par exemple GORTON, 1980 ; WOLDA, 1983) ou de recherches portant sur l'évolution saisonnière et interannuelle des populations (WOLDA et FISK, 1981). Cependant, les méthodes de captures employées (pièges lumineux dans ce dernier travail cité) et les conditions climatiques différentes rendent difficiles une éventuelle comparaison avec la présente étude.

Dans le cadre de l'analyse de la structure et du fonctionnement d'un écosystème herbacé tropical (voir LAMOTTE, 1967), de nombreux travaux ont déjà été consacrés à différents groupes d'Arthropodes (GILLON D., 1973, GILLON Y., 1973 ; LECORDIER, 1975 ; CHIFFAUD, 1981 ; BLANDIN et CÉLÉRIER, 1981). Ces recherches ont consisté en particulier en l'étude des variations des populations appartenant respectivement à chaque groupe d'Arthropodes. C'est afin de compléter ces données que l'analyse des cycles des espèces de Blattes les mieux représentées à Lamto, tant en savane qu'en forêt, a été abordée.

La prospection, par des méthodes de capture variées, de

* Reçu le 15 septembre 1986, accepté le 17 mars 1987

différents milieux présents dans la réserve, a permis de dénombrer 60 espèces de Blattes. Quantitativement, l'importance relative de l'ensemble des formes savanicoles de ce groupe a été estimée à 11,7 % de l'effectif total des Insectes non sociaux en savane brûlée et à 22,7 % en savane protégée du feu (GILLON D. et PERNES J., 1968). Les cycles saisonniers de 19 espèces ont ainsi pu être étudiés, en forêts, en lisière et dans différents types de savane. Ces espèces appartiennent à la sous-famille de Blattinae (famille des Blattellidae), et aux sous-familles des Anaplethinae, Blattellinae et Ectobiinae (famille des Blattellidae).

2 — MILIEU ET MÉTHODES

La savane de Lamto est située par 5°20' de longitude ouest et 6°13' de latitude nord, à la base du «V» baoulé, dessiné par la zone de savane qui s'enfonce, le long du fleuve Bandama, dans la partie forestière méridionale de la Côte d'Ivoire.

Le climat est de type équatorial de transition, à quatre saisons (BONVALLOT, 1968). La pluviosité est l'élément le plus changeant. Calculée sur vingt ans, la hauteur d'eau moyenne annuelle est de 1218 mm, les valeurs extrêmes étant 797 mm en 1983 et 1689 mm en 1968. Le diagramme ombrothermique, établi à partir de 20 années de mesures, illustre les variations mensuelles de pluviosité en regard des moyennes thermiques : les mois de décembre et de janvier peuvent être considérés comme arides (Fig. 1).

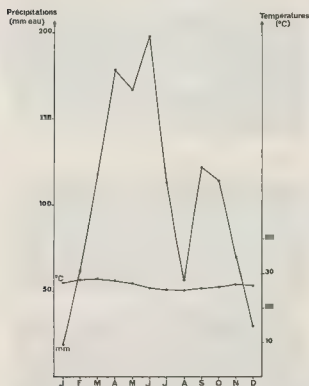


FIG. 1. — Diagramme ombrothermique (selon l'échelle de H. GAUSSEN) pour la période 1962-1982. (D'après les données de J.-L. TOURNIER). Selon l'échelle de GAUSSEN, un mois sec est défini par l'inégalité : $P(\text{mm}) < 2 T(^{\circ}\text{C})$.

Le paysage de la région de Lamto est celui d'une savane préforestière où l'imbrication des galeries forestières et des formations herbacées induit un paysage en forme de « mosaïque » (ADJANOHOUN, 1964).

Chaque année, en saison sèche, des feux de brousse, parcourant la savane. Ils constituent un facteur écologique fondamental, responsable, au même titre que les pluies, du rythme annuel de la vie de la savane (GILLON D. et PERNES J., 1968). En détruisant le tapis graminéen, refuge d'une quantité d'Arthropodes dont les Blattes, le feu a des conséquences sur les conditions microclimatiques qui règnent au sol : augmentation de la température moyenne diurne de plusieurs degrés (ATHIAS, 1974), variations hygrométriques importantes entre le jour et la nuit (BONVALLOT, 1970).

Le présent travail s'appuie sur des récoltes réalisées à deux périodes distantes de vingt ans. Au cours de l'année 1965, des relevés de 25 m² ont été effectués en savane brûlée et en savane expérimentalement protégée des feux depuis plus d'un an (6 relevés mensuels dans chaque type de savane). Cet échantillonnage a été réalisé au hasard, indépendamment du faciès.

Durant la période d'étude 1983-1984, en revanche, deux faciès ont été sélectionnés et prospectés, en savane brûlée : une savane herbeuse d'une part, une savane boisée d'autre part (16 relevés mensuels de 1 m²). Il est apparu que certaines espèces qualifiées de savanicoles étaient en fait inféodées de façon assez stricte à l'un des deux faciès. Il a donc semblé logique de calculer les densités de ces espèces d'après les relevés effectués dans le seul faciès où on les trouve. Ce choix a pour conséquence de surestimer notablement la densité moyenne de certaines espèces par rapport à leur représentation effective moyenne dans l'ensemble de la savane, mais le but recherché dans ce travail est plus de mettre en évidence des cycles saisonniers dans des milieux définis que de donner une estimation globale mais finalement imprécise des densités moyennes mensuelles (estimations fournies par les relevés de 25 m²).

En outre, 16 relevés mensuels de 1 m² ont été réalisés dans une zone de savane épargnée du feu depuis vingt ans. Cette parcelle correspond toujours et à vingt ans d'écart à celle qui, lors des relevés de 25 m² en 1965, avait été expérimentalement protégée.

La méthode des grands relevés qui consiste à délimiter la surface choisie par une corde tendue entre quatre piquets a été décrite à plusieurs reprises (LAMOTTE, 1946 ; GILLON Y. et GILLON D., 1965 ; 1967 b). Les relevés de 25 m² sont effectués sur des emplacements de savane tirés au sort.

Ces cages sans fond — ou biocénomètres — utilisées pour réaliser les relevés de 1 m² sont constituées d'une armature métallique recouverte par une toile moustiquaire. Leur utilisation n'est pas nouvelle à Lamto (voir GILLON Y. et GILLON D., 1965, 1967 a). Les emplacements choisis pour les relevés de 1 m² sont situés en ligne, pour ne pas piétiner l'ensemble de la parcelle d'étude. Un manœuvre portant le biocénomètre avance les yeux fermés, afin de limiter au maximum la subjectivité du choix, et pose l'appareil au hasard.

Des études comparatives ont montré qu'il n'existe pas une surface idéale de relevé. Le problème consiste en fait à concilier deux exigences contradictoires : collecter assez d'individus pour que l'échantillonnage soit représentatif, donc échantillonner sur de grandes surfaces, et obtenir l'image la plus fidèle de la réalité, donc effectuer des relevés aussi précis que possible sur des petites surfaces (LAMOTTE, 1946 ; GILLON Y. et GILLON D., 1965 ; GILLON D., 1973). De façon générale les relevés de 25 m² donnent une idée globale et relativement sûre de l'état du peuplement à un moment donné. Cependant, cette vision est insuffisante car incomplète en ce qui concerne les jeunes larves. Les relevés de 1 m²

affinent cette première approche mais ces petites surfaces font apparaître une grande variabilité d'un échantillon à l'autre et elles ne sont utilisables que pour les espèces de densité suffisante.

En forêt et en lisière, l'échantillonnage a été réalisé à l'aide de pièges d'interception de 30 cm de diamètre. Le fond de chaque piège est rempli d'une solution sursaturée de chlorure de sodium, à laquelle sont ajoutées quelques gouttes d'un liquide mouillant. Les pièges sont espacés de 5 mètres ; ils sont au nombre de 20 en lisière, disposés en lignes parallèles à la forêt galerie, et espacés les uns des autres de 5 mètres. En forêt 15 pièges ont été mis en place, en 3 rangées. Les pièges sont visités deux fois par semaine.

Dans le cas des espèces capturées en lisière ou en forêt, les résultats sont exprimés en nombre de captures par mois et par 10 pièges.

Pour les espèces savanicoles, on a représenté les fluctuations mensuelles de densité par deux histogrammes, l'histogramme supérieur correspondant aux adultes, l'histogramme inférieur à l'ensemble des larves, les densités sont exprimées en nombres d'individus par 100 m². Outre cette représentation, et lorsque cela s'est avéré possible (espèces abondantes dont les stades larvaires ont été déterminés grâce à des élevages), les densités estimées d'après les relevés au biocénomètre sont représentées stade par stade.

En outre, des élevages ont permis, chez certaines espèces, d'obtenir des données précises sur la biologie et notamment sur le développement larvaire. En additionnant, chez les individus femelles, la durée du développement larvaire, le temps compris entre la mue imaginale et la production de la première oothèque et la durée de l'incubation, on obtient le « temps minimal théorique entre deux générations ». Ces paramètres, bien qu'obtenus en conditions artificielles, peuvent contribuer à l'interprétation des cycles saisonniers.

Les espèces sont regroupées selon le type de cycle, depuis les cycles monovoltins et en allant vers des cycles à nombre croissant de générations. Pour les *Blattes savanicoles*, c'est la savane brûlée qui est utilisée comme référence, le cycle en savane non brûlée étant analysé pour comparaison. A l'intérieur de chaque catégorie, les espèces sont classées selon une récente révision des *Blattes* d'Afrique de l'Ouest (KUMAR, 1975).

3 — RÉSULTATS

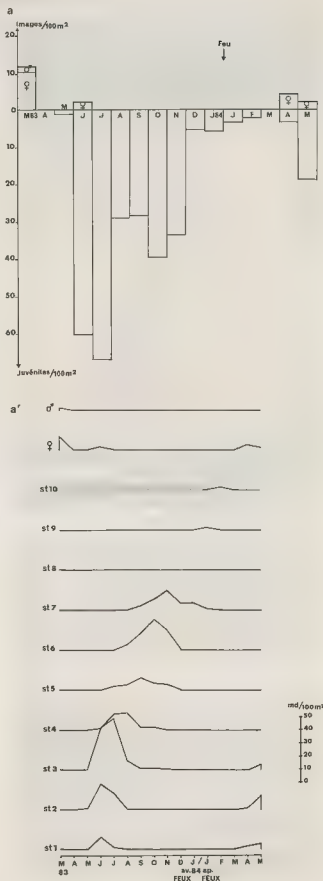
3.1. LES ESPÈCES MONOVOLTINES

□ *Pseudoderopeltis unicolor* Chopard, 1945 ; Famille des Blattidae ; sous famille des Blattinae.

a) En savane brûlée

Les densités indiquées sur les figures 2a et 2a' représentent la moyenne de celles obtenues en savane herbeuse et en savane boisée. L'histogramme (Fig. 2a) met en évidence la présence d'adultes à une seule période de l'année. Plus précisément, la représentation stade par stade (Fig. 2a') montre un recrutement en juin et l'apparition des adultes de cette génération en avril.

Pseudoderopeltis unicolor est donc une espèce typiquement monovoltine. Entre l'apparition des premiers stades larvaires (juin 1983) et celle des femelles de la même génération (avril 1984), il s'est écoulé 10 mois. Ce temps est sensiblement



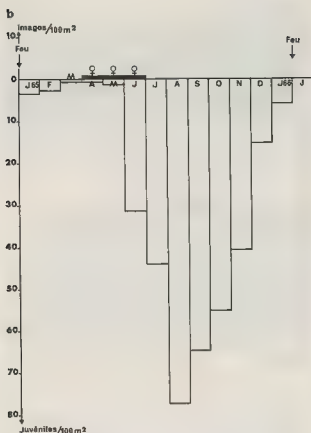


FIG. 2. — *Pseudoderopeltis unicolor* : évolution des effectifs en savane brûlée, des juvéniles et des imagos.

a et a' : Moyenne des densités obtenues, d'après les relevés de 1 m² (1983-1984), en savane herbeuse et en savane boisée ; a : imagos (en haut) et ensemble des larves (en bas) ; a' : divers stades larvaires et adultes.

b : d'après les relevés de 25 m² (1965).

supérieur à la durée du développement larvaire observé en élevage, qui est d'environ 8 mois. Il est en fait possible que des adultes soient apparus avant ceux collectés en avril 1984, mais aient échappé à l'échantillonnage (en 1983, des adultes avaient été collectés dès le mois de mars).

L'histogramme obtenu à partir des relevés de 25 m² en savane brûlée confirme clairement le caractère monovoltin de *Pseudoderopeltis unicolor* (Fig. 2b). Comme dans le cas précédent, les adultes apparaissent en avril, le recrutement débutant en juin.

b) En savane non brûlée

En savane non brûlée au mois de janvier précédant les relevés, l'évolution est semblable, avec toutefois des densités moindres (Fig. 3). Nous avons d'ailleurs constaté que *Pseudoderopeltis unicolor* a quasiment disparu de la savane non brûlée depuis vingt ans.

Il s'agit donc sans doute d'une espèce strictement savani-cole, dont la présence, à Lamto en tout cas, semble dépendre du passage du feu.

□ *Deropeltis robustula* Princis, 1962 ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

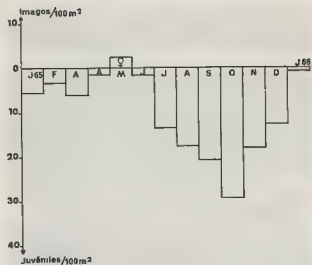


FIG. 3. — *Pseudoderopeltis unicolor* : évolution des effectifs, en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut), d'après les relevés de 25 m² (1965).

Deropeltis robustula est une espèce dont la densité est faible et qui n'a été collectée que ponctuellement au biocénomètre entre avril (jeunes larves) et décembre 1983 (larves âgées), en savane brûlée annuellement.

Les relevés de 25 m² en savane brûlée montrent que l'espèce est monovoltine (Fig. 4). La période pré-reproductrice semble longue.

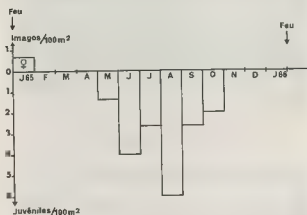


FIG. 4. — *Deropeltis robustula* : évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles (en bas) et des adultes (en haut) ; d'après les relevés de 25 m² (1965).

En savane non brûlée l'année précédente, le cycle larvaire paraît plus étalé dans le temps (Fig. 5). Les adultes apparaissent cependant plus tard qu'en savane brûlée, ce qui peut s'expliquer simplement par les aléas de l'échantillonnage, la densité des adultes étant très faible.

□ *Anaplecta cincta africana* Saussure, 1895 ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Anaplectinae.

Les variations de densité de *Anaplecta cincta africana*, en

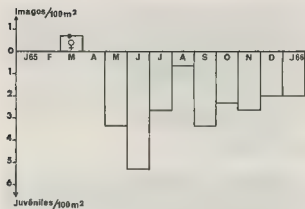
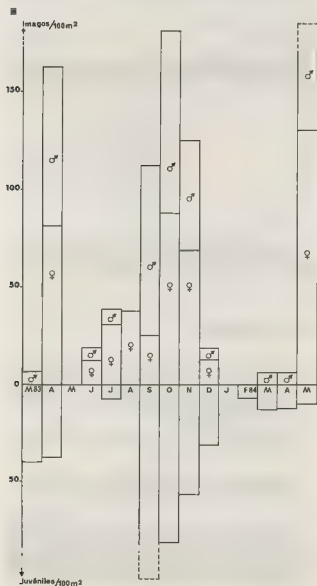


FIG. 5. — *Deropeltis robustula* : évolution des effectifs, en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut) ; d'après les relevés de 25 m² (1965).



savane non brûlée depuis vingt ans, sont représentées sur la figure 6a. L'espace apparaît nettement bivoltine dans ce milieu ; les densités d'adultes présentent deux maximums très nets, l'un en petite saison de pluies, l'autre pendant la grande saison des pluies. Durant cette dernière, cependant, le pourcentage de larves par rapport aux adultes est faible.

En savane non brûlée au cours du mois de janvier antérieur aux relevés, il y a nettement deux générations, comme le dans le cas précédent (Fig. 6b).

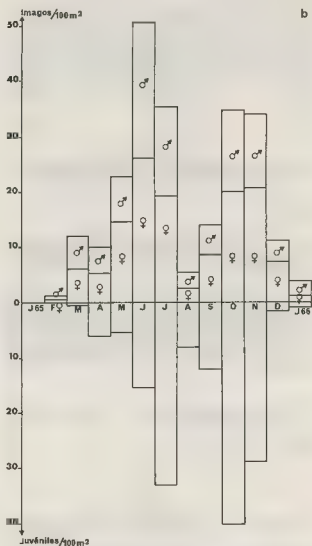


FIG. 6. — *Anaplecta cincta africana* : évolution des effectifs, en savane non brûlée, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut).
a : d'après les relevés de 1 m² en savane non brûlée depuis vingt ans (1983-1984)

b : d'après les relevés de 25 m² en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente (1965).

b) En savane brûlée

A. cincta africana a été très peu collectée au biocénomètre en savane brûlée, mais ce n'est pas le cas des relevés de 25 m² (Fig. 7). Dans ce milieu, la population ne présente qu'une seule génération par an, qui se traduit par une nette augmentation de densité des adultes en juin et juillet.

En comparant la savane brûlée (Fig. 7) à la savane non brûlée l'année précédente (Fig. 6b), on constate que le premier maximum de densité (correspondant à la première génération) est plus précoce dans la seconde que dans la première. Cette tendance semble s'être accentuée dans la savane non brûlée depuis vingt ans, où la première génération atteint un maximum de densité en avril 1983, puis en mai 1984 (Fig. 6a).

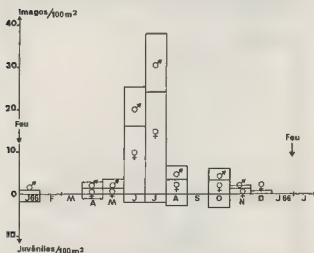


FIG. 7. — *Anaplecta cincta africana* : évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles (en bas) et des imagoes (en haut) ; d'après les relevés de 25 m².

On remarque par ailleurs que le pourcentage de larves est plus faible dans la savane brûlée que dans la savane non brûlée, échantillonnées toutes deux avec les mêmes surfaces de relevés (Fig. 7 et 6b). Il est possible que la mortalité des larves soit moins élevée en savane non brûlée en raison de la protection plus grande du tapis graminéen vis-à-vis de la dessiccation.

□ *Blattella lecordieri* (Princis, 1971) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

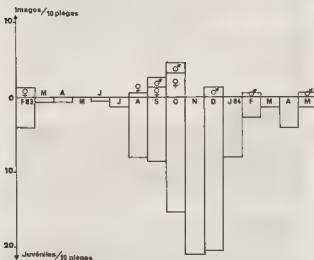


FIG. 8. — *Blattella lecordieri* : évolution des effectifs, dans la litière de la forêt du Bandama, des juvéniles (en bas) et des imagoes (en haut).

Des captures de *Blattella lecordieri* faites dans la litière de la forêt de Bandama semble se détacher un cycle à une génération par an, avec un maximum d'adultes durant la petite saison des pluies (Fig. 8). En dehors de la période allant d'août à octobre, la capture des adultes est sporadique et même nulle de mars à juillet 1983.

□ *Theganopteryx dimorpha* Princis, 1971 ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Ectobiinae.

a) En savane brûlée

Th. dimorpha est une espèce que l'on trouve en savane brûlée indifféremment dans les faciès herbeux ou boisés. La présence des adultes à une seule époque de l'année laisse supposer que le cycle est monovoltin (Fig. 9). De même, les larves ne se rencontrent que durant cinq mois de l'année.

Dans les relevés de 25 m² en savane brûlée, seuls quelques rares individus (larves âgées et adultes) ont été récoltés, et ils ne permettent pas de décrire un cycle.

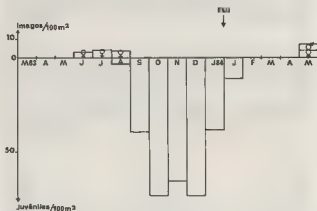


FIG. 9. — *Theganopteryx dimorpha* : évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles (en bas) et des adultes (en haut) ; moyenne des densités obtenues, d'après les relevés de 1 m² (1983-1984), en savane herbeuse et en savane boisée.

b) En savane non brûlée

En savane non brûlée au mois de janvier précédant les relevés, l'espèce présente des densités qui rendent possible une interprétation (Fig. 10). Les dates respectives d'apparition des adultes et des larves sont identiques à celles observées en savane brûlée (Fig. 9).

En zone protégée du feu depuis vingt ans, l'espèce semble avoir presque disparu.

□ *Theganopteryx villiersi* Kumar et Princis, 1978 ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Ectobiinae.

Contrairement à *Th. dimorpha*, *Th. villiersi* n'a été collecté qu'en faciès boisé, par la méthode du biocénomètre (Fig. 11). *Th. villiersi* apparaît essentiellement de septembre à janvier (avant le passage du feu). Il s'agit probablement d'une espèce monovoltine, avec un maximum d'adultes en octobre.

3.2. LES ESPÈCES DIVOLTINES

□ *Duchaillua togoensis* (Schelford, 1911); Famille des Blattidae; sous-famille des Blattinae.

a) En savane brûlée

En savane brûlée, *D. togoensis* n'est presque jamais observée en savane herbeuse, mais c'est une espèce abondante dans le faciès boisé (Fig. 12a et 12a'). L'histogramme montrant l'évolution des densités dans ce faciès (Fig. 12a) semble traduire l'existence de deux générations annuelles, bien que les adultes n'aient été observés qu'à une période de l'année. La figure 12a' représente les variations d'abondance de chaque stade larvaire et des adultes mâles et femelles.

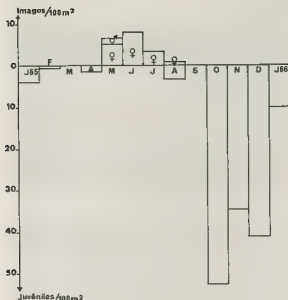


FIG. 10. — *Theganopteryx dimorpha*: évolution des effectifs, en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut); d'après les relevés de 25 m² (1965)

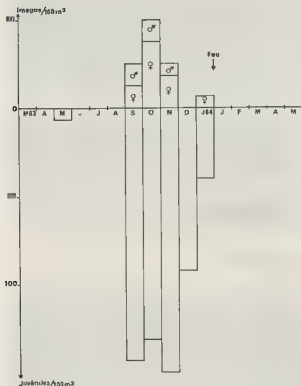
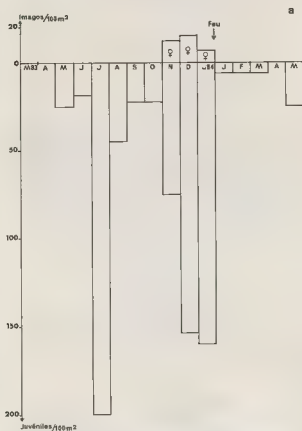


FIG. 11. — *Theganopteryx vilbersi*: évolution des effectifs, en savane brûlée boisée, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut); d'après les relevés de 1 m² (1983-1984).



Un recrutement commence à partir du mois de mai, représenté par l'apparition de stades larvaires 2 et 3. Le maximum de densité est observé en juillet, avec la présence simultanée de stades larvaires 2 à 6, ces derniers étant les moins abondants. Les stades larvaires 7 apparaissent en août, et les stades 8 en septembre. Des femelles adultes ont été capturées de novembre 1983 à janvier 1984 (relevés effectués avant les feux).

Entre le maximum de densité des individus de stade 2 (juillet) et l'apparition des femelles adultes (novembre), il s'est écoulé 4 mois, soit environ 120 jours, délai légèrement inférieur à la durée du développement larvaire observée pour des femelles en élevage. Il est vrai que ces données sont approximatives, puisque les relevés n'ont lieu qu'une fois par

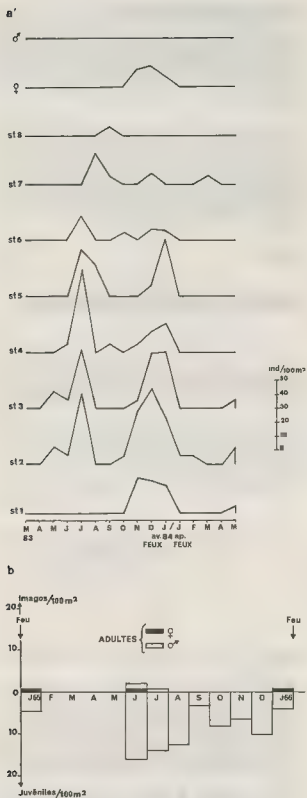


FIG. 12. — *Duchtanilusa togoensis*: évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles et des imagos.

a : imagos (en haut) et ensemble des larves (en bas) ; a' : divers stades larvaires et adultes

b : d'après les relevés de 25 m² (1965).

mois, ce qui limite la précision de l'estimation d'apparition d'une génération.

On peut noter l'absence de stade larvaire 1 dans les relevés de mai, juin, juillet alors que des stades 2 et 3 sont collectés pendant cette période. Ceci est probablement dû au fait que les larves nouvellement écloses se tiennent à la base des touffes de graminées, insuffisamment inspectées lors des premières séries de relevés.

A partir de novembre 1983, en revanche, on constate une apparition brutale des stades 1 et 2, et un accroissement important de la densité des stades 3 et 4 en décembre. En janvier, avant le passage du feu, la densité des stades larvaires 3 à 5 augmente. Après les feux, il y a disparition quasi complète de l'ensemble de la population. Des individus au 7e stade larvaire apparaissent néanmoins en mars 1984, mais on n'observe pas de nouveaux adultes. C'est en mai 1984 qu'un nouveau recrutement semble avoir lieu.

Au vu de ces résultats, *D. togoensis* paraît être une espèce bivoltine, car deux périodes de recrutement existent manifestement. Ce caractère bivoltin est confirmé par l'histogramme des densités de l'espèce, établi d'après les relevés de 25 m² effectués de janvier 1965 à janvier 1966 (Fig. 12 b). On y observe en effet, même si leur densité est très faible, la présence d'imagos à deux périodes de l'année. Notons enfin que le « temps minimal entre deux générations » est, d'après les élevages, légèrement supérieur à 6 mois, mais il est sans doute surestimé.

b) En savane non brûlée

En savane non brûlée depuis vingt ans, les densités sont en moyenne plus fortes qu'en savane normalement brûlée ; par ailleurs, d'après la représentation sous forme d'histogramme, le cycle saisonnier semble moins net, sans doute en raison du chevauchement des générations (Fig. 13a). Malgré la présence de jeunes stades durant presque toute l'année, on perçoit, sur la représentation stade par stade (Fig. 13a'), l'existence de deux générations, apparaissant aux mêmes périodes qu'en savane brûlée. Les adultes disparaissent de janvier à avril.

Les résultats obtenus en savane non brûlée au mois de janvier précédant les relevés (Fig. 13 b) confirment les deux générations annuelles, avec la présence de deux maximums larvaires, en juillet et en novembre. Les adultes disparaissent de janvier à mai.

□ *Hebardina truncata* Princis, 1963 ; Famille des Blattidae ; sous-famille des Blattinae.

a) En savane brûlée

En savane brûlée annuellement, *Hebardina truncata* se trouve presque exclusivement en zone boisée. L'histogramme représentant l'évolution des densités obtenues par la méthode du biocénomètre fait apparaître deux périodes de reproduction, débutant respectivement en fin de grande saison des pluies et en fin de petite saison des pluies (Fig. 14 a). Le passage du feu a un impact très important sur la deuxième génération.

Les données fournies par les relevés de 25 m² (Fig. 14 b), font apparaître comme dans le cas précédent une première génération en fin de grande saison humide mais, contrairement à ce qu'on observe sur la figure 14 a, la deuxième

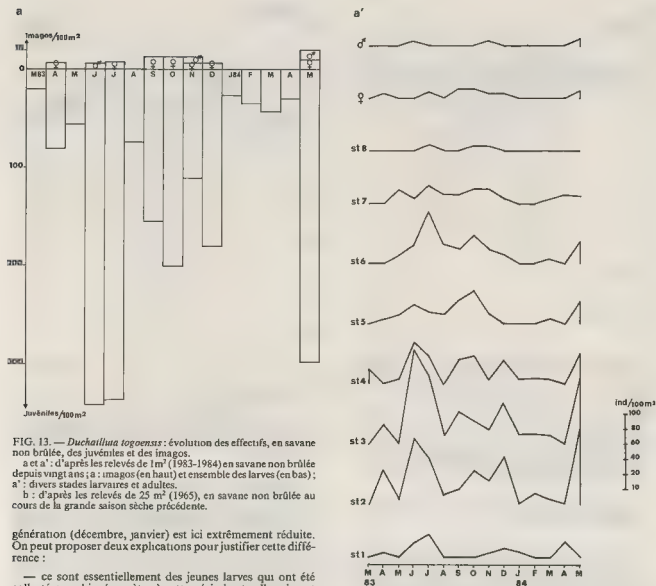


FIG. 13. — *Dackallua togoensis*: évolution des effectifs, en savane non brûlée, des juvéniles et des imagos.

a et a' : d'après les relevés de 1m^2 (1983-1984) en savane non brûlée depuis vingt ans; a : imagos (en haut) et ensemble des larves (en bas); a' : divers stades larvaires et adultes.

b : d'après les relevés de 25m^2 (1965), en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente.

génération (décembre, janvier) est ici extrêmement réduite. On peut proposer deux explications pour justifier cette différence :

— ce sont essentiellement des jeunes larves qui ont été collectées au biocénomètre à cette période et celles-ci sont relativement mal échantillonnées par les grands relevés ;

— il est possible que les adultes se réfugient et déposent leurs oothèques, en saison sèche, dans les zones arbustives, où les conditions microclimatiques sont plus favorables. Or un tel comportement n'est pas discernable par les relevés de 25m^2 , en raison de leur répartition spatiale au hasard.

b) En savane non brûlée

En savane non brûlée au mois de janvier précédant les relevés (Fig. 15), il semble que la présence de larves en janvier, février et mars, permette l'apparition d'une première génération d'adultes dès le mois d'avril ; celle-ci est suivie d'une seconde génération plus importante atteignant une densité maximale en août. Il est curieux de constater qu'entre décembre 1965 et janvier 1966, la densité des larves s'abaisse brutalement, malgré l'absence de feu entre les deux séries de relevés. Ce phénomène peut s'expliquer par le rôle de «facteur ultime» joué par la sécheresse qui règne à cette époque de l'année, et qui a déterminé durablement le cycle saisonnier.

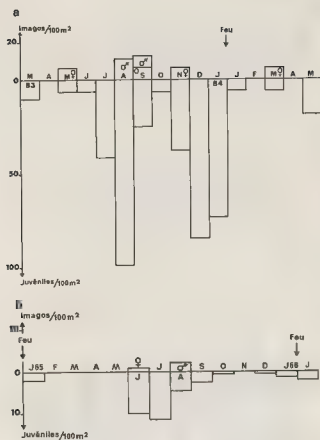


FIG. 14. — *Chorisia reducta* : évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut).
 a : d'après les relevés de 1 m² en savane boisée (1983-1984).
 b : d'après les relevés de 25 m² (1965).

□ *Chorisia reducta* (Walker, 1868) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

Chorisia reducta est une espèce très abondante en savane brûlée comme en savane non brûlée. Dans cette dernière, les adultes sont présents presque toute l'année et le chevauchement de générations rend difficile l'interprétation des histogrammes présentant les adultes et les larves regroupées (Fig. 16 a) et des courbes des densités de divers stades. C'est pourquoi nous avons choisi pour cette espèce un mode de représentation donnant, mois par mois, la « structure démographique » de la population, en savane brûlée annuellement (Fig. 16 a') et en savane épargnée du feu depuis vingt ans (Fig. 17 a').

a) En savane brûlée

Les densités indiquées dans la figure 16 a' représentent la moyenne des faciès herbeux et du faciès boisé où l'espèce est indifféremment collectée. Un début de recrutement s'observe en avril (1983), et l'on peut suivre l'évolution de la cohorte correspondante jusqu'aux mois d'août et septembre. À partir de ce dernier mois, et jusqu'avant les feux de janvier, il semble qu'il y ait un recrutement continu, ce qui induit des densités élevées. L'impact du feu sur la population est très important et, en février 1984, la densité est retombée presque à zéro. Un nouveau recrutement apparaît en mars et avril 1984.

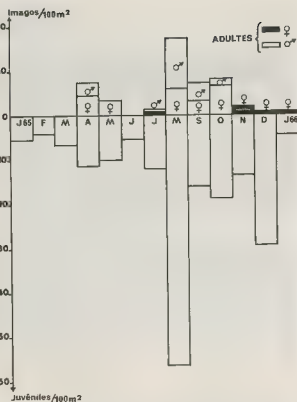


FIG. 15. — *Hebardina truncata* : évolution des effectifs, en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut) ; d'après les relevés de 25 m² (1965).

L'histogramme tracé d'après les relevés de 25 m² en savane brûlée confirme à peu près cette évolution : le premier recrutement de l'année entraîne une augmentation brutale de densité en mai et l'existence d'un maximum — peu marqué — d'adultes en juillet (Fig. 16 b). Après une diminution en août, les densités augmentent nettement en septembre, probablement en rapport avec une nouvelle vague de jeunes larves, ce qui donne un deuxième pic d'adultes en octobre.

Il semble donc que *C. reducta* soit en savane brûlée une espèce plutôt bivoltine dont les deux générations sont concentrées entre avril et janvier de l'année suivante.

b) En savane non brûlée

En savane non brûlée depuis vingt ans (Fig. 17 a et 17 a') la situation est différente de celle de la savane non brûlée seulement depuis le mois de janvier précédant les relevés (Fig. 17 b). Dans ce dernier cas, le cycle de reproduction semble débuter dès février, avec peut-être une première génération rendue possible par l'absence de feu en janvier. Une deuxième cohorte apparaît en mai, et une troisième plus réduite en octobre. Le temps minimal entre deux générations, estimé en élevage à 114 jours, autorise trois générations par an.

En savane non brûlée depuis 20 ans (Fig. 17 a'), l'évolution de la structure démographique de la population rappelle celle de la savane brûlée (Fig. 16 a'). Il semble simplement qu'il y ait un décalage de la première génération larvaire qui apparaît avant mars 1983 (en janvier même pour l'année 1984), et la deuxième génération en septembre.

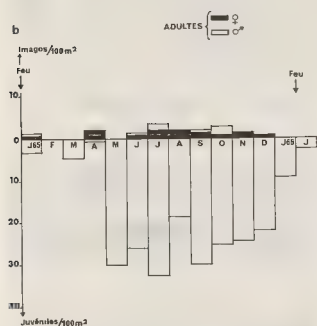
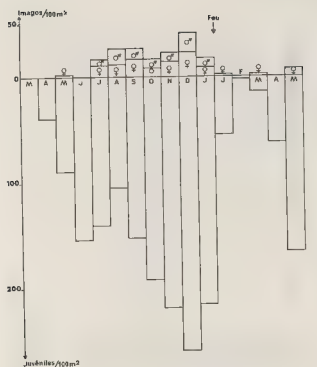
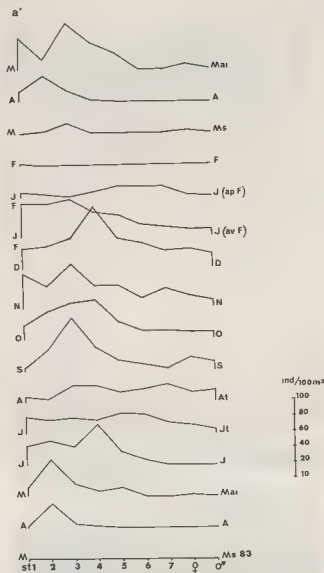


FIG. 16. — *Chorisia reducta* : évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles et des imagos.

a et a' : moyenne des densités obtenues, d'après les relevés de 1 m² (1983-1984), en savane herbeuse et en savane boisée ; a : imagos (en haut) et ensemble des larves (en bas) ; a' : structure par stade, et par mois, de la population.

b : d'après les relevés de 25 m² (1965).

Il semble donc en zone protégée du feu que le cycle retourne au bivoltinisme après une période transitoire, les deux générations étant par ailleurs mieux différenciées qu'en savane brûlée.

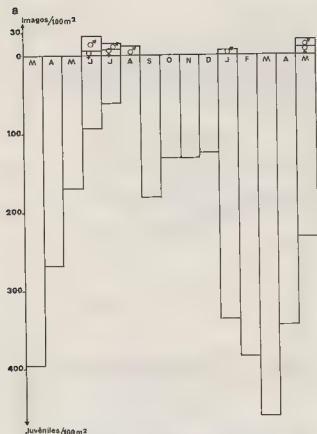


□ *Blattella guineensis* (Princis, 1963) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae.

B. guineensis a été capturé au biocénomètre dans la parcelle de savane boisée (Fig. 18) et dans les pièges d'interception en lisière savane-forêt (Fig. 19).

Dans les deux cas, les adultes apparaissent en juillet pour disparaître en octobre, puis sont à nouveau collectés en novembre. La présence des imagos à deux périodes — certes rapprochées dans le temps — fait penser à un cycle bivoltin, bien que les larves ne présentent qu'un seul maximum net, en octobre. En savane boisée cependant, un léger accroissement des densités de larves en décembre correspond peut-être à un deuxième recrutement dans l'année (Fig. 18). On peut d'ailleurs penser que celui-ci n'est pas mis en évidence par les piégeages, car, comme on l'a déjà dit, les jeunes larves, peu mobiles, sont sous-estimées par cette méthode de capture (Fig. 19).

La proximité dans le temps de deux maximums d'imagos s'expliquerait par la vitesse de développement très rapide de



B. guineensis chez qui le temps minimal théorique entre deux générations est de 3 à 4 mois.

□ *Matabelina abdominalis* (Shelford, 1912) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

Les larves de *M. abdominalis* sont indiscernables morphologiquement de celles de *M. blacklundii*. Nous avons donc séparé les individus juvéniles de deux espèces à partir de critères écologiques ; en effet les adultes de l'espèce *M. abdominalis* n'ont été récoltés, au biocénomètre, que dans les parcelles de savane herbeuse, alors que ceux de *M. blacklundii* ont toujours été capturés en savane boisée.

On a donc considéré que les larves capturées en savane herbeuse appartaient à la première espèce, alors que celles trouvées en savane boisée correspondaient à *M. blacklundii*. Cette extrapolation impose bien entendu une certaine prudence dans l'interprétation des résultats. Le cycle de *M. blacklundii* sera étudié plus loin.

Les variations d'abondance des adultes de *M. abdominalis* et des larves supposées de cette espèce, sont représentées dans la figure 20. Il semble qu'un recrutement ait lieu en juillet, suivi en septembre et l'apparition des imagos dont le maximum s'observe en octobre.

Le deuxième recrutement, très important, intervient en décembre, mais les densités des larves diminuent fortement après le passage du feu de sorte que très peu de larves de cette seconde génération arrivent à maturité.

Il semble donc qu'une première génération, en fin de grande saison des pluies, bénéficie de conditions favorables (couverture herbacée importante) et donne un nombre élevé

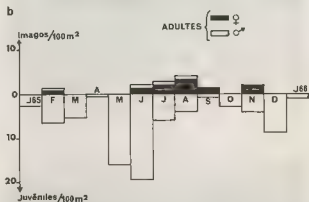
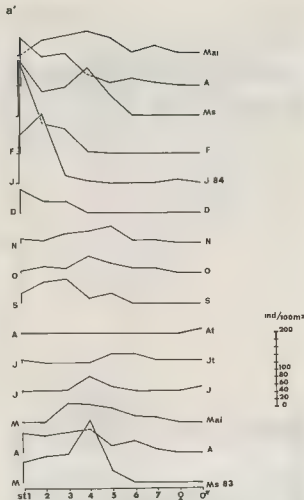


FIG 17. — *Chorisia reducta* : évolution des effectifs, en savane non brûlée, des juvéniles et des imagos.

a et a' : d'après les relevés de 1 m² en savane non brûlée depuis vingt ans (1963-1984) ; a : imagos (en haut) et ensemble des larves (en bas) ; a' : structure par stade, et par mois, de la population.

b : d'après les relevés de 25 m² (1965), en savane brûlée au cours de la grande saison sèche précédente.

d'adultes ; la deuxième génération larvaire, au contraire, très importante au début mais qui évolue au cours de la saison sèche et subit le passage du feu, n'est à l'origine que d'un petit nombre d'adultes.

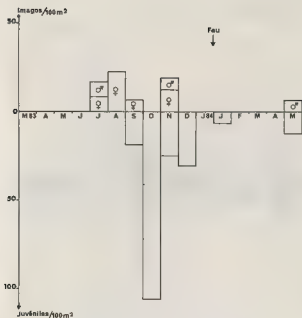


FIG. 18. — *Blattella guineensis* : évolution des effectifs, en savane brûlée boisée, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut) ; d'après les relevés de 1 m² (1983-1984).

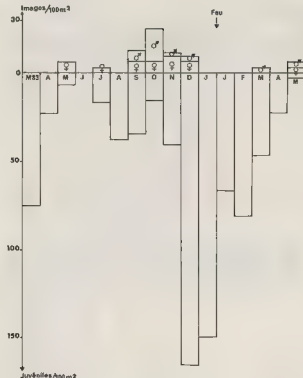


FIG. 20. — *Mutabelina abdominalis* : évolution des effectifs, en savane brûlée herbeuse, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut) ; d'après les relevés de 1 m² (1983-1984).

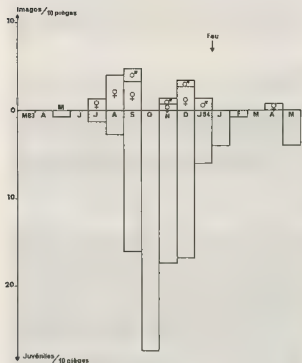


FIG. 19. — *Blattella guineensis* : évolution des effectifs, en lisière savane-forêt, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut).

□ *Margattea nana* (Saussure, 1869) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

D'après les relevés effectués au biocénomètre, *Margattea nana* présente des densités faibles en savane brûlée, où elle est moins rare dans le faciès boisé. Elle est quasiment absente dans la savane non brûlée depuis vingt ans. Dans les deux cas, les densités sont insuffisantes pour permettre d'interpréter les variations d'abondance de l'espèce au cours de l'année.

Les relevés de 25 m² confirment la rareté de *M. nana* en savane brûlée. En revanche, la densité de l'espèce augmente rapidement, en savane épargnée par le feu durant le mois de janvier précédant les relevés (Fig. 21). On observe alors deux maximums de densité des adultes, donc peut-être deux générations par an, mais leur nombre important en janvier 1965 est nul l'année suivante à la même époque. Sans doute l'absence de feu en janvier 1965 a-t-elle permis aux deux générations de l'année 1965 d'être plus précoces qu'en savane brûlée normalement ; sur l'histogramme correspondant à la savane non brûlée (Fig. 21), les deux périodes de densité maximale des adultes se trouvent «décalées» vers le début de l'année.

□ *Margattea frontefasciata* (Werner, 1913) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

Comme pour l'espèce précédente les densités de *Margattea frontefasciata* sont trop faibles en savane brûlée annuelle-ment et en savane non brûlée depuis vingt ans pour que leurs variations puissent être interprétées d'après les relevés au biocénomètre.

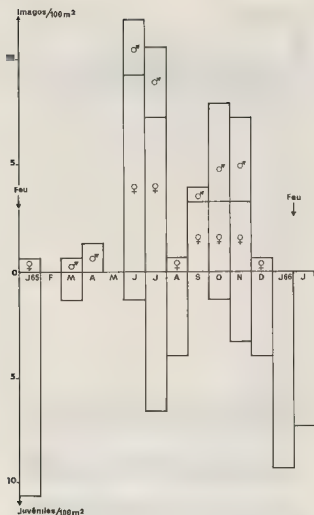


FIG. 21. — *Margattea nana*: évolution des effectifs, en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut); d'après les relevés de 25 m² (1965).

La figure 22 représente, d'après les relevés de 25 m², l'évolution annuelle des densités en savane brûlée. Celles-ci sont faibles, mais leurs variations semblent traduire l'existence de deux générations annuelles, en rapport avec deux maximums de densité des adultes.

En savane non brûlée durant l'année précédant les relevés, les densités sont plus de dix fois plus fortes qu'en savane brûlée (Fig. 23). Cette différence traduit la sensibilité de l'espèce au feu, mais aussi sa capacité à profiter rapidement d'une modification des conditions du milieu. Il est d'ailleurs possible qu'il y ait dans ce milieu non brûlé trois générations, correspondant aux trois maximums d'adultes.

□ *Burchellia circumcincta* Reiche et Fairmaire, 1847; Famille des Blattellidae; sous-famille des Ectobiinae

a) En savane brûlée

Burchellia circumcincta est une espèce abondante, en milieu herbeux comme en milieu boisé. Les densités mensuelles indiquées dans les figures 24 a' et 24 a'' représentent la

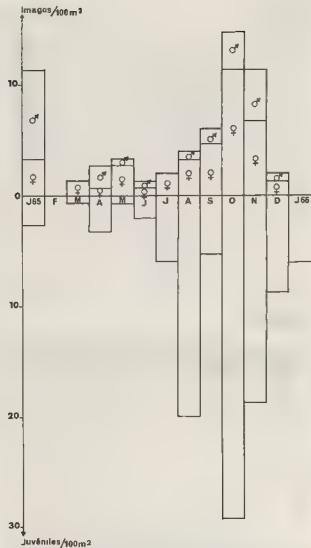
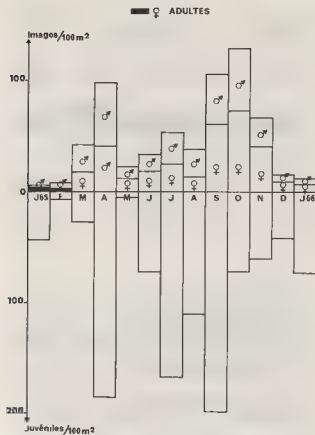


FIG. 22. — *Margattea frontefasciata*: évolution des effectifs, en savane brûlée, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut); d'après les relevés de 25 m² (1965).

moyenne des densités observées dans les deux faciès étudiés en savane brûlée par la méthode du biocénomètre. Comme le développement larvaire de *Burchellia circumcincta* a pu être étudié avec précision en élevage, l'évolution des densités de chaque stade a été considérée séparément.

L'histogramme présentant les fluctuations d'abondance des adultes et des larves groupés semble traduire deux générations par an (Fig. 24 a). Plus précisément, sur la représentation stade par stade (Fig. 24 a') on observe un recrutement à partir du mois de mai (1983) à partir duquel une génération se développe jusqu'en novembre et décembre de la même année. L'augmentation brutale de la densité de jeunes larves en novembre traduit de nouvelles éclosions. L'accroissement de densité s'amplifie en décembre 1983, puis janvier 1984 (avant les feux). Après les feux, les effectifs de cette cohorte diminuent, surtout en février.

L'évolution de la densité de *B. circumcincta* en savane brûlée annuellement semble donc marquée par l'existence de deux générations, l'une apparaissant en mai et la deuxième, plus importante, en novembre. Le « temps minimal entre



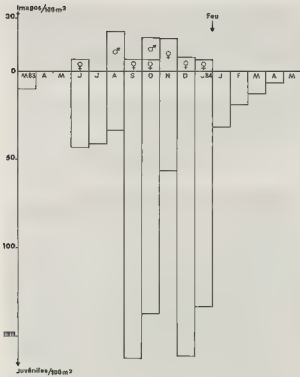


FIG. 26. — *Matabelma blacklundi* : évolution des effectifs, en savane brûlée boisée, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut), d'après les relevés de 1 m² (1983-1984).

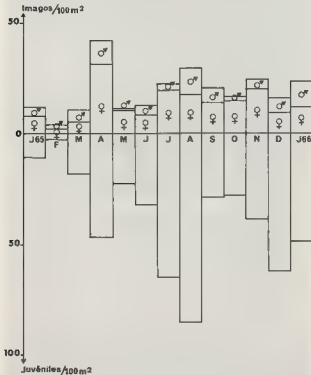


FIG. 28. — *Theganopteryx heterogamia* : évolution des effectifs, en savane non brûlée au cours de la grande saison sèche précédente, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut), d'après les relevés de 25 m² (1965).

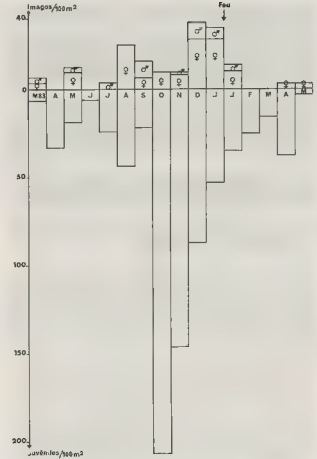


FIG. 27 — *Theganopteryx similima* : évolution des effectifs, en savane brûlée herbeuse, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut), d'après les relevés de 1 m² (1983-1984).

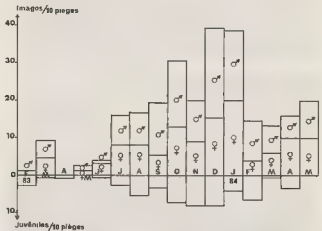


FIG. 29. — *Hebardina agaboides* : évolution des effectifs, dans la litière de la forêt du Bandama, des juvéniles (en bas) et des imagos en haut).

adultes (Fig. 29). Les larves capturées sont surtout des larves âgées (stades 5, 6 et 7).

Le petit nombre de larves capturées est sans doute à rapprocher de la sélectivité des pièges (ici au sein d'une même espèce), en fonction de la plus ou moins grande mobilité des différents stades ; les jeunes stades sont probablement peu mobiles chez *H. agaboides*.

Un tel résultat, montrant le faible pourcentage de larves par rapport aux adultes, a été observé par CHIFFAUD (1981) sur des espèces de Grillons comme *Gymnogrillus murus*, récoltés selon la même méthode, en forêt du Bandama et en lisière.

De l'évolution des effectifs, qui semble dénoter un important recouvrement des générations, il paraît impossible de mettre en évidence un cycle particulier chez cette espèce.

□ *Blattella sordida* (Shelford, 1908) ; Famille des Blattellidae ; sous-famille des Blattellinae

Des adultes ont été capturés au piège toute l'année en forêt du Bandama (Fig. 30) ; ils présentent néanmoins un maximum de densité très marqué en septembre, soit un mois avant *B. lecordieri* (voir fig. 8), l'autre espèce de Blattellidae fréquente dans la litière. Durant ce même mois de septembre, le nombre de larves capturées est considérable.

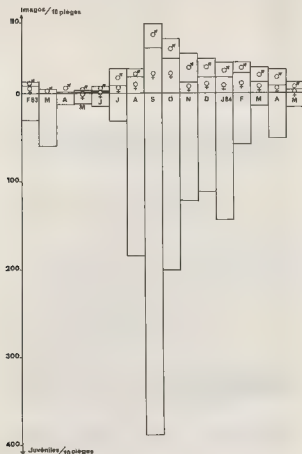


FIG. 30. — *Blattella sordida* : évolution des effectifs, dans la litière de la forêt du Bandama, des juvéniles (en bas) et des imagos (en haut).

Comme dans le cas de *H. agaboides* (voir fig. 29), le nombre d'individus piégés — les adultes en particulier — au début de la saison humide 1984 (février à mai) est supérieur à celui de la période correspondante en 1983. Cette observation ne peut s'expliquer par les conditions pluviométriques, puisque le déficit enregistré en 1983 s'est prolongé au début de l'année 1984.

De l'histogramme obtenu, il est impossible de déterminer le type de cycle de *B. sordida*, probablement en raison de l'existence d'un recouvrement des générations.

4. DISCUSSION

Nous envisagerons séparément la discussion concernant les espèces de savane d'une part, les espèces de forêt d'autre part. Dans le premier cas, l'influence du feu sera traitée globalement, les cycles de l'ensemble des espèces étant discutés dans un premier temps en savane brûlée, et ensuite en savane non brûlée.

Les deux plus grandes espèces de savane, *Pseudoderopeltis unicolor* et *Deropeltis robustula*, sont monovoltines. Leur développement larvaire est à lui seul supérieur à 6 mois, et le cycle complet s'étale presque sur une année. Chez ces deux espèces, le recrutement des larves a lieu durant la saison des pluies ; les adultes apparaissent en saison sèche ou en début de saison humide, ce qui signifie que le passage de la saison sèche est assuré par des larves âgées et par des adultes.

Une troisième espèce monovoltine en savane brûlée annuellement, *Anaplecta cincta africana*, est la plus petite forme présente à Lamto. Contrairement aux deux espèces précédentes, *A. cincta africana* montre un cycle concentré sur la saison des pluies, et qui déborde à peine sur la saison sèche.

Deux autres petites espèces, *Theganopteryx dimorpha* et *Theganopteryx villiersi*, ont leurs cycles respectifs, en savane brûlée, concentrés sur les quelques mois précédant les feux. Dans les deux cas, les larves apparaissent en septembre et disparaissent après les feux.

Chez les espèces bivoltines, la première génération débute au cours de la grande saison des pluies (*Duchailulia togoensis*, *Chorisia reducta*, *Margatea frontefasciata*, *Burchellia circumcincta*) ou à la fin de cette saison (*Hebardina truncata*, *Matabelina abdominalis*). L'une des deux espèces dominantes en savane, *Chorisia reducta*, se montre la plus précoce, avec un premier recrutement en avril ; la deuxième vague de larves apparaît chez cette espèce dès le début du mois de septembre.

Pour les autres espèces bivoltines, la deuxième génération arrive soit en fin de petite saison des pluies (*D. togoensis*, *H. truncata*, *M. frontefasciata*) soit plutôt en début de grande saison sèche (*M. abdominalis* et *B. circumcincta*). Dans ces deux derniers cas, la deuxième génération de l'année est d'autant plus nombreuse qu'elle est tardive ; en revanche, la mortalité des jeunes larves est alors très forte.

Blattella guineensis, qui semble être une espèce plutôt bivoltine, représente une exception ; la vie des deux générations est en effet concentrée sur les six mois précédant le passage du feu. Après celui-ci, il est possible que les adultes fuient vers des zones protégées.

Trois espèces de savane, *Matabelina blacklundi*, *Theganopteryx similima* et *Th. heterogamia* montrent des cycles pouvant traduire trois générations annuelles. Il convient cependant de signaler que les trois pics de densité des larves observés chez chacune de ces trois espèces ne correspondent pas nécessairement à trois cohortes bien différenciées ; en effet les fluctuations de densité des adultes, ne présentant pas trois maxima marqués, sont difficilement interprétables en raison sans doute d'un recouvrement partiel des générations.

Quel que soit le type de cycle, le feu apparaît comme un facteur écologique fondamental, vis-à-vis duquel les espèces sont plus ou moins bien adaptées, en fonction notamment de leurs caractéristiques démographiques. En savane épargnée du feu, l'évolution du cycle diffère selon le voltinisme, voire selon les espèces.

Chez les deux grandes formes monovoltines en savane brûlée (*Pseudoderopeltis unicolor* et *Deropeltis robustula*), on assiste à une diminution des effectifs lorsque le feu ne passe plus, allant jusqu'à la disparition presque totale des deux espèces en savane non brûlée depuis 20 ans. Dans ce dernier cas, l'emboîssement du milieu (VUATTOUX, 1976 ; MENAUT, 1977) est probablement pour partie responsable de ce phénomène.

La même remarque peut être appliquée à *Th. dimorpha*, autre espèce monovoltine disparue dans la savane épargnée du feu depuis 20 ans.

Anaplecta cincta enfin, la petite espèce monovoltine en savane régulièrement brûlée, devient bivoltine en savane non brûlée, chacune des deux générations concordant avec l'une des deux saisons humides. On peut penser qu'en savane brûlée annuellement, la deuxième génération est pratiquement absente, en raison de la migration des adultes, avant le feu, vers des zones protégées. Il semble donc que ce soit le passage du feu avec ses conséquences sur la structure du milieu et sur les conditions microclimatiques du sol, qui limite le nombre de générations chez cette espèce.

Pour les espèces bivoltines en savane annuellement brûlée, il n'existe pas de règle générale quant à l'évolution du cycle dans les zones protégées.

En savane non brûlée depuis un an, *D. togoensis* et *B. circumcincta* présentent un cycle semblable à celui observé en savane brûlée annuellement. C'est encore le cas en savane protégée du feu depuis vingt ans pour *D. togoensis*, alors que *B. circumcincta* y est une espèce devenue rare, peut-être en raison de l'emboîssement.

H. truncata, *C. reducta* et *M. frontefasciata*, espèces nettement bivoltines en savane brûlée, semblent présenter une génération «supplémentaire» en savane non brûlée depuis un an. La présence de cette première génération est rendue possible par l'existence d'individus adultes en début d'année, sans doute en rapport avec l'absence de feu. De ces trois espèces, seule *C. reducta* est encore présente en savane non brûlée depuis vingt ans. Son cycle est alors de nouveau bivoltin, mais la première génération y est plus précoce qu'en savane brûlée annuellement.

Des trois espèces supposées trivoltines, seule *Theganopteryx heterogamia* profite de l'absence de feu. Les deux autres espèces, présentes en savane brûlée, semblent disparues dans les zones épargnées.

En résumé, il semble bien que les espèces de Blattes bivoltines présentent, d'un point de vue démographique, la plus grande «plasticité» et soient les plus aptes à ajuster rapidement leur cycle par rapport à des conditions environnementales modifiées. D'ailleurs les deux espèces largement dominantes en savane brûlée (elles représentent 57,3 % du total des captures annuelles) sont bivoltines. Il s'agit de *Burchellia circumcincta* et de *Chorisia reducta*. La troisième espèce, *Theganopteryx similina* (10,3 % des captures), est trivoltine.

Cependant, la meilleure adaptabilité apparente des espèces bivoltines en savane, ne semble pas généralisable à d'autres groupes de Macroarthropodes étudiés dans la savane de Lamto. C'est ainsi que les trois espèces de Grillons dominantes en savane brûlée sont respectivement mono-, poly- et bivoltines (CHIFFAUD, 1981) ; les deux espèces de Criquets les plus abondantes sont monovoltines, la troisième étant

bivoltine (Y. GILLON, 1973) ; chez les Hémiptères Pentatomides enfin, les principales espèces sont soit quadrvoltines, soit trivoltines (D. GILLON, 1973). Il semble donc que les caractéristiques démographiques des espèces d'un groupe sont fixées et éventuellement évoluent, en fonction des conditions environnementales, dans des limites dépendant d'abord des paramètres biologiques propres à ce groupe.

Parmi les trois espèces de forêt étudiées, seule *Blattella lecdoroides* apparaît plutôt monovoltine. Les densités maximales correspondent chez cette espèce à la petite saison des pluies et au début de la saison sèche, comme dans le cas de deux des trois petites espèces monovoltines de savane, *Th. dimorpha* et *Th. villiersi*.

Le cycle des deux autres espèces de forêt étudiées, *Hebardina agaboides* et *Blattella sordida*, montre un recouvrement de générations très important. Le maximum de captures est très net en petite saison humide, mais elles restent nombreuses durant la saison sèche. C'est même au cours de cette période qu'on observe le plus d'adultes chez *H. agaboides*.

L'évolution des densités de ces deux espèces de forêt semble donc «suivre», avec un certain retard par rapport aux espèces de savane, les fluctuations mensuelles de la pluviométrie. Il est probable que la couverture ligneuse d'une part, la litière d'autre part, jouent un rôle «tampon» et maintiennent des conditions microclimatiques favorables dans les mois qui correspondent à la saison sèche, permettant ainsi une reproduction plus étalée dans le temps.

Lorsque l'on essaye de circonscrire l'aire de répartition actuellement connue des espèces de Blattes dont le cycle a ici été étudié, on est obligé de constater que la quasi totalité des inventaires les concernant ont été réalisés dans la région phytogéographique guinéenne et non dans la zone soudano-zambézienne (voir SCHNELL, 1976) ; c'est pourquoi il est impossible de dire si, en relation avec la nature de son cycle, telle espèce se rattache à un ensemble faunistique plutôt qu'à un autre, comme BLANDIN et CÉLÉRIER (1981) en ont fait l'hypothèse pour les Araignées de Lamto.

En se limitant cependant aux données obtenues à Lamto, il apparaît possible qu'une relation existe entre les préférences écologiques et les caractéristiques démographiques des espèces dont le cycle a été déterminé : sur les 6 espèces fréquentant surtout la savane brûlée annuellement, indifféremment en faciès herbeux ou en faciès boisé, 4 (*Pseudoderopeltis unicolor*, *Deropeltis robustula*, *Anaplecta cincta* et *Theganopteryx dimorpha*) sont monovoltines, même si les 2 autres espèces, dominantes, (*Chorisia reducta* et *Burchellia circumcincta*) sont bivoltines. Les Blattes préférant plus précisément la savane brûlée boisée, sont surtout bivoltines (*Duchailulia togoensis*, *Hebardina truncata*, *Blattella guineensis*) voire trivoltines (*Matabelina blacklundi*), une seule étant monovoltine (*Theganopteryx villiersi*).

Margattea nana et *M. frontefasciata*, les deux espèces préférant nettement les zones non brûlées, présentent 2 à 3 générations par an. Enfin, rappelons que 2 des 3 Blattes capturées dans la forêt du Bandama, montrent un recouvrement des générations.

Bien que cela ne soit pas parfaitement net, il semble bien exister un gradient, consistant en l'augmentation du nombre des générations, celles-ci se chevauchant dans le cas extrême, parallèlement à l'emboîssement du milieu, c'est-à-dire lorsque l'on passe des zones brûlées ouvertes aux zones non brûlées puis à la forêt. Notons cependant que cette règle souffre d'exceptions, représentées notamment par deux espèces de savane brûlée ouverte (*Matabelina abdominalis* et *Theganopteryx similina*), respectivement bi- et trivoltines, et non monovoltines comme on aurait pu s'y attendre. En outre, les observations faites à l'échelle locale restent à rattacher à la distribution géographique des espèces, lorsque les

données seront suffisantes, en faisant par exemple l'hypothèse que les espèces monovoltines se rattachent plutôt à un ensemble faunistique soudanien que guinéen.

BIBLIOGRAPHIE

- ADJANOHOUN (E.), 1964. — *Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire*. Paris, ORSTOM, Mém. n°7 : 178 p.
- ATHIAS (F.), 1974. — Conditions de vie dans le sol : les conditions microclimatiques. In : *Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Les organismes endogés. Bull. liaison rech. Lamto, N S., fasc. 5 : 4-25.
- BLANDIN (P.) et CÉLÉRIER (M.L.), 1981. — *Les Araignées des savanes de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Organisation des peuplements, bilans énergétiques, place dans l'écosystème. Publ. Lab. Zool. E.N.S., 21 : 586 p.
- BONVALLOT (J.), 1968. — Étude du régime hydrique de quelques sols de Lamto. Rapport de stage, ORSTOM Adiopodoumé, Côte d'Ivoire : 51 p.
- BONVALLOT (J.), 1970. — Quelques mesures microclimatiques dans les savanes de Lamto. Bull. liaison rech. Lamto, Nov 1970 : 11-15.
- CHIFFAUD (J.), 1981. — *Contribution à l'étude des grillons tropicaux : le peuplement de Lamto (Moyenne Côte d'Ivoire)*. Thèse Doct. 3e cycle, Université de Paris-Sud (Centre d'Orsay) : 93 p.
- GANGWERE (S.K.) et MORALES AGACINO (E.), 1970. — The biogeography of Ibenan Orthopteroids. *Misc. zool.*, 2 (5) : 1-67.
- GILLON (D.), 1973. — *Recherches biologiques et écologiques sur les Hémiptères Pentatomides d'un milieu herbacé tropical*. Thèse Doct. État, Université de Paris 6 : 412 p.
- GILLON (D.) et PERNES (J.), 1968. — Étude de l'effet du feu de brousse sur certains groupes d'Arthropodes dans une savane guinéenne. *Ann. Univ. Abidjan, E*, 1 : 113-197.
- GILLON (Y.), 1973. — *Étude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical*. Thèse Doct. État, Université de Paris 6 : 323 p.
- GILLON (Y.) et GILLON (D.), 1965. — Recherche d'une méthode quantitative d'analyse du peuplement d'un milieu herbacé. *La Terre et la Vie*, 19 : 378-391.
- GILLON (Y.) et GILLON (D.), 1967 b. — Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : Cycle annuel des effectifs et des biomasses d'Arthropodes de la strate herbacée. *La Terre et la Vie*, 21 : 262-277.
- GORTON (R.E.), 1980. — Behavioral and Ecological Correlations within a Cockroach Community. *J. Kans. Entom. Soc.*, 54 (2) : 278-284.
- KUMAR (R.), 1975. — A review of the Cockroaches of West Africa and the Congo Basin (Dictyoptera : Blattellidae). *Bull. I.F.A.N.*, A, 37 (1) : 27-121.
- LAMOTTE (M.), 1946. — Un essai de biologie quantitative. *Ann. Sc. Nat. Zoologie*, 2e série, 8 : 196-211.
- LAMOTTE (M.), 1967. — Recherche écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire) : présentation du milieu et du programme de travail. *La Terre et la Vie*, 21 : 197-215.
- LECORDIER (Ch.), 1975. — *Les peuplements de Carabiques (Coléoptères) dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire)*. Publ. Lab. Zool. E.N.S., 4 : 234 p.
- MENAUT (J.C.), 1977. — Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast. *Proceedings of the fourth international Symposium of Tropical Ecology*, Panama City, Panama : 545-557.
- SCHNELL (R.), 1976. — *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*. Vol. III. *La flore et la végétation de l'Afrique tropicale*. Gauthier-Villars, Paris : 459 p.
- VUAITOUX (R.), 1976. — Contribution à l'étude de l'évolution des strates arborée et arbustive dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). Deuxième note. *Ann. Univ. Abidjan, C*, 7 : 35-63.
- WOLDA (H.), 1983. — Diversity, diversity indices and tropical Cockroaches. *Oecologia*, 58 : 290-298.
- WOLDA (H.) et FISK (F.W.), 1981. — Seasonality of tropical Insects II : Blattaria in Panama. *J. Anim. Ecol.*, 50 (3) : 827-838.

ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DE LA COMPOSITION ET DE LA STRUCTURE DU PEUPLEMENT FRONDICOLE SUR CHÊNE LIÈGE DANS LE MASSIF DES MAURES (Var)

par L. BIGOT et M. KABAKIBI

Laboratoire de Biologie animale (Écologie), Faculté des Sciences de Saint-Jérôme,
Avenue Escadrille Normandie Niemen — 13397 MARSEILLE Cedex 13

MOTS-CLÉS : Arthropodes-Communauté frondicole : composition et structure - Chêne liège - Maures (France).

KEY-WORDS : Arthropoda-Community of the canopy : composition and structure-Cork-oak-Maures Mountains (south-east of France).

RÉSUMÉ (Travail original)

Neuf ordres d'Arthropodes (169 espèces) de la communauté frondicole du chêne liège des Maures (sud-est de la France) ont été suivis sur un cycle annuel dans onze parcelles soumises à différents facteurs d'exposition, d'altitude, de relief, de nature de végétation. Sur chaque parcelle, cinq arbres, toujours les mêmes, sont battus chaque mois. Les deux groupes dominants sont les Araignées (essentiellement immatures) et les Coléoptères. Les abondances relatives montrent une hiérarchisation sans hiatus important pour le peuplement annuel mais avec un décalage net dans les relevés mensuels. Les biomasses présentent un pic très marqué en juin à cause de la prolifération des chenilles qui provoquent une défoliation partielle de la subéraie et peuvent diminuer la fertilité de l'arbre. L'équilibre de la communauté frondicole se réalise par des échanges entre populations dans les différents habitats conditionnés par l'architecture végétale en réponse à l'impact des facteurs contraignants, naturels ou non, de l'environnement.

SUMMARY (Original scientific paper)

Spatio-temporal evolution of the composition and the structure of canopy population living on cork-oak in the Maures Mountains (Var)

Nine arthropoda orders (169 species) have been recorded in canopy of the cork oak in Maures Mountains (south-east of France). Eleven stations, with differences in altitude, relief, exposition and vegetation, were sampled monthly. The dominant groups are Spiders (mainly juvenil forms) and Coleoptera. The species richnesses indicate next amounts in the year but very different ones during several months. By biomass intensities, is relieved a very growing peak of Lepidoptera larvae in June. The canopy arthropoda populations respond to natural variations or to human disturbances by changes in the different habitats of the plan architecture.

De récentes observations (BIGOT, BONIN et ROUX, 1983 ; BIGOT et PONEL, 1985) tendent à montrer que la faune frondicole est davantage liée à l'environnement végétal et au contexte écologique qu'il représente qu'au végétal support. De là notre but de mettre en évidence la dynamique des populations frondicoles de deux essences de typologies voisines, le chêne liège et le chêne vert, en insistant particulièrement sur les relations dites « verticales ».

Un contrat de la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) nous a permis de mener à bien en 1984 un premier cycle annuel sur le chêne liège. Malgré la cessation de tous crédits dès 1985, nos recherches ont continué sur chêne liège (2ème cycle annuel) et ont abordé le peuplement de l'yeuse grâce aux subides du Groupement de Recherches coordonnées (GRECO) « Forêts Méditerranéennes ». Nous donnons ici nos premiers résultats sur la communauté frondicole du chêne liège.

Les vastes forêts de feuillus (chêne pubescent puis chêne vert) qui couvraient autrefois le territoire de la Provence ont été envahies au cours des siècles par les résineux (MASUREL, 1964 ; PONS, 1984). Elles ont été largement entamées par une exploitation abusive, par des incendies et par le pâturage.

La chénaie à chêne liège — ou subéraie —, objet de notre étude, se cantonne dans la région de Collobrières (massif des Maures). Le chêne liège est une essence silicicole dont l'extension a été favorisée par l'homme (MASUREL, l.c.) dans le but de récolter le liège. Cette exploitation est toutefois relativement récente, liée probablement au développement du commerce des vins à partir du XIXème siècle (MASUREL, l.c.). La demande en liège est actuellement forte.

D'après BOUDY (1952) le chêne liège se rencontre dans les régions suivantes : Sicile, Italie, Sardaigne, Corse, Midi de la France, Portugal, Espagne et Maghreb. Il occupe en Europe 1.140.000 ha. C'est une essence forestière atlanto-méditerranéenne.

En France, il se localise dans sept départements : Landes, Lot-et-Garonne, Pyrénées-Orientales, Var, Alpes-Maritimes, Haute-Corse et Corse-du-Sud. Il couvre 108.000 ha dont 39.000 ha dans le Var. C'est une essence de plaine et de basse montagne exigeant une tranche pluviométrique de 550 à 600 mm, une humidité atmosphérique de 60 % au moins durant les quatre mois de la saison sèche, une température moyenne mensuelle entre 13° et 18°C. Il se rencontre dans les étages humide, subhumide — et même semi-aride au Maroc

(Sauvage, 1961). Il résiste bien au feu ; pour assurer toutefois une meilleure protection des forêts méditerranéennes françaises, la subéraie varoise est soumise à un débroussaillage régulier.

1 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1. TECHNIQUES DE RÉCOLTES

Les prélèvements ont été effectués chaque mois, dans des secteurs colonisés uniquement par le chêne liège (homogénéité des relations dites « horizontales »), de novembre 1984 à novembre 1985 (quatre stations ont été retenues pour être suivies pendant un second cycle annuel). Les récoltes sont réalisées d'après la méthode anglo-saxonne proposée par TURNER, 1974. Elle consiste à battre avec un même bâton (influence possible du poids et de la taille) l'extrémité d'une branche principale — et des rameaux qui en dépendent — sur un mètre de longueur.

Quatre battages sont effectués sur chaque arbre à raison de six coups par rameau. Les battages se font sur nappe de chasse de surface 85×110 cm. La strate étudiée se situe entre 1 m et 2,50 m.

La technique de récolte utilisée doit respecter dans la mesure du possible les exigences actuelles de la conservation de la nature et de la protection des milieux biologiques. Les battages sur nappe de chasse sont certes perturbants mais leur effet est très limité, sur quelques branches seulement. Leur impact sur les puissantes masses végétales échantillonnées ne peut être sensible.

L'échantillonnage est toujours réalisé dans une ambiance forestière homogène à l'exclusion d'îlots résiduels où peuvent se manifester des phénomènes d'écotone.

Sur les parcelles retenues, nous relevons les caractéristiques de situation (altitude, exposition) et de végétation (individualisation de strates, composition floristique, âge, diamètre et hauteur des arbres, débroussaillage ancien ou récent). Sur chaque parcelle, cinq arbres (les mêmes à chaque battage) de même âge et de même physiologie, sont battus ; sur chacun d'eux, dix branches au moins doivent être accessibles à l'opérateur.

1.2. CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS ET DES PARCELLES

Onze parcelles dans six stations ont été étudiées ; elles se situent (Fig. 1) dans les étages subhumide (Gageai, Vaudrèche) et humide (col de Fourche, Les Mayons).

Station 1 : route de Gageai

Parcelle 1 : dans tranchée pare-feux ; $h = 6-7$ m, $d = 10$ cm, $c = 60\%$. Lande à *Calluna vulgaris*, *Erica arborea* et *Genista pilosa*. Alt. 130 m.

Parcelle 2 : chênaie évoluant vers un stade de forêt dense ; $h = 8-10$ m, $d = 30$ cm, $c = 30\%$. Même végétation mais plus haute et plus dense. Alt. 130 m.

Station 2 : route de Gageai

Parcelle 3 : sur pente ; $h = 8$ m, $d = 30$ cm, $c = 40\%$. Strate

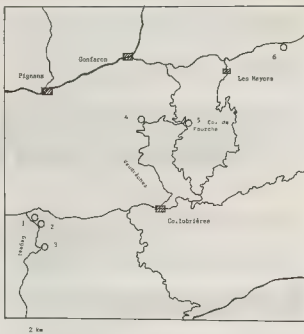


FIG. 1 — Localisation des stations de prélèvement sur le chêne liège dans le massif de Maures

herbacée réduite mais strate arbustive bien développée avec *Arbutus unedo*, *Pistacia lentiscus*, *E. arborea*, *C. vulgaris*, *Brachypodium pinnatum*, *B. ramosum*, *Pulicaria odora*. Alt. 120 m.

Parcelle 4 : sur butte d'exposition sud ; $h = 5$ m, $d = 10$ cm, $c = 30\%$. Pas d'arbuste mais strate de Graminées bien développée avec *Festuca diuryscula*, *B. pinnatum*, *Melica pyramidalis*. Alt. 120 m.

Parcelle 5 : sur butte d'exposition nord ; $h = 6-7$ m, $d = 20-30$ cm, $c = 80\%$. Strate arbustive à *Cytisus triflorus* et *A. unedo* ; strate herbacée à *B. pinnatum* et *Teucrium chamaedrys*. Alt. 120 m.

Station 3 : route de Gageai

Parcelle 6 : sur pente en exposition nord ; $h = 8$ m, $d = 15$ cm, $c = 60\%$. Sous-bois frais et humide à *C. triflorus*, *Calluna vulgaris*, *E. arborea* ; strate herbacée à dominante de *B. pinnatum*, *G. pilosa*, *T. chamaedrys* et *Viola riviniana*. Alt. 175 m.

Parcelle 7 : sur pente en exposition sud ; roche-mère apparente ; $h = 7$ m ; $d = 10-15$ cm ; $c = 20\%$. Sous-bois clair avec *A. unedo* dominant, *Calycotome spinosa*, *Lavandula stoechas* et *B. ramosum*. Station chaude et sèche. Alt. 175 m.

Parcelle 8 : $h = 10$ m, $d = 30$ cm, $c = 50\%$. Parcelle caractérisées par le grand développement de la strate arbustive avec *E. arborea*, *A. unedo*, et d'une strate herbacée à *Holcus lanatus* et *L. stoechas*. Alt. 490 m.

Parcelle 9 : sur tranchée pare-feux, $h = 8$ m, $d = 25$ cm, $c = 85\%$. Strate arbustive à *Quercus suber*, *C. spinosa* ; faible strate herbacée avec *Rubia peregrina*. Alt. 490 m.

Station 5 : col de Fourche

Parcelle 10 : chênaie dense ; h = 8 m, d = 15-20 cm, c = 60 %. Sous-bois frais avec *C. triflorus*, *Calycotome spinosa* et *Teucrium scorodonia*. Alt. 535 m

Station 6 : Les Mayons

Parcelle 11 : suberaie claire ; h = 6-8 m, d = 12 cm, c = 60 %. Sous bois haut et dense (avant débroussaillage !) dominé par *C. triflorus*, *E. arborea* avec *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius*. Alt. 170 m.

1.3. TECHNIQUE DE CALCUL

Les manipulations statistiques s'appuient sur l'indice de

Shannon qui se révèle comme le plus apte à l'interprétation des variations spatio-temporelles du peuplement (cf. DAGE, 1976).

2 — COMPOSITION DU PEUPLEMENT (tabl. 1)

Pour cette analyse, nous avons retenu les Arachnides Opilions et Araignées, ainsi que les Insectes Dictyoptères, Orthoptères, Coléoptères, Lépidoptères (chenilles), Hyménoptères (Fourmis seulement), Psocoptères, Hétéroptères. Les difficultés de la systématique ne nous ont pas permis d'identifier jusqu'à l'espèce les autres groupes zoologiques (à l'exception de cas isolés comme pour *Ledra aurita*, Hétéroptère Ledridae, ou *Dryaphis roboris*, Homoptère Aphididae).

TABLEAU 1

Inventaire des espèces frondicoles du chêne liège

Arachnides	<i>A. umbraticus</i> Clerck
	<i>A. redii</i> Scopoli
	<i>A. armida</i> Audoin
Pseudoscorpion	<i>A. cucurbitinus</i> Clerck
	<i>A. bituberculatus</i> Clerck
Cheliferidae	<i>Cyclosa conica</i> Pallas
<i>Rhacochelifer maculatus</i> L. Koch	Tetragnathidae
	<i>Tetragnatha extensa</i> Linne
Opilion	Erigonidae
	<i>Erechophysis bucephalus</i> O.P. Cambridge
Phalangidae	Genus sp.
<i>Phalangium opilio</i> Linne	Linyphiidae
	<i>Tapinopa longidens</i> Wider
Araignées	<i>Linyphia</i> sp
	Genus sp.
Dictynidae	Agelenidae
<i>Amaurobius erberi</i> Key	<i>Tegenaria agrestis</i> Walkenaer
<i>Dictyna puella</i> Simon	Oxyopidae
Dysderidae	<i>Oxyopes lineatus</i> Latreille
<i>Segestria fusca</i> Simon	Eusparassidae
Drassidae	<i>Olios spongitaris</i> Dufour
<i>Aphantaulax cinctus</i> L. Koch	<i>Micrommata ligurica</i> C. Koch
Theridiidae	Clubionidae
<i>Theridion impressum</i> L. Koch	<i>Anyphaena sabina</i> L. Koch
<i>T. tinctorum</i> Walkenaer	<i>Chiracanthium siedlitzii</i> L. Koch
<i>T. genistae</i> Simon	<i>Clubiona brevipes</i> Blackwall
<i>T. simile</i> C. Koch	<i>C. leucaspis</i> Simon
<i>Mangora acalypha</i> Walkenaer	<i>C. genevensis</i> C. Koch
Mimetidae	Thomisidae
<i>Ero apana</i> Walkenaer	<i>Tmarus piger</i> Walkenaer
Argiopidae	<i>T. stelio</i> Simon
<i>Araneus angulatus</i> Clerck	<i>Thomisus onustus</i> Walkenaer
<i>A. diadematus</i> Clerck	<i>Runcinia lateralis</i> C. Koch
	<i>Misumena vatia</i> Clerck

Heriaeus hirtus Latreille
Xysticus lannuo C. Koch
X. cristatus Clerck
Synema globosum Fabricius
Philodromus rufus Walckenaer
P. collinus C. Koch
Tibellus oblongus Walckenaer

Salticidae

Heliophanus sp.
Saltis barbipes Simon
Salticus propinquus Lucas
Dendryphantus nudicolens Walckenaer
Icius hamatus C. Koch

Insectes

Odonates

Libellulidae

Sympetrum striolatum Charpentier

Dictyoptères

Ectobiidae

Ectobius sylvestris Poda
Loboptera decipiens Germar

Orthoptères

Phaneropteridae

Phaneroptera falcata Poda

Meconemidae

Meconema meridionale Costa
Cyrtaspis variopicta Costa

Tettigoniidae

Barbitistes fisheri Yersin

Oecanthidae

Oecanthus pellucens Scopoli

Mogoplistidae

Arachnocephalus vestitus Costa

Planipennes

Mantispidae

Mantispa styriaca Poda

Hemerobiidae

Hemerobius nervosus Fabricius
Anoschrysa carnea Stephens

Coléoptères

Cantharididae

Rhagonycha lignosa Müller
Malininus flaveolus Paykull

M. seriae punctatus Kiesenwetter
Malthodes pumilus Brebisson (?)

Dasytidae

Haplocnemus aestivus Kiesenwetter
Dasytes plumbeus Muller

Malachiidae

Colotes javeti Duval
Ebaeomorphus maculicollis Lucas
Sphinginus lobatus Olivier
Attalus analis Erichson

Elateridae

Cardiophorus rufipes Goeze
Dicronychus cinereus Herbst
Cidnopus minutus Linne
Limoniis quercus Olivier
Athous puncticollis Kiesenwetter
Athous sp.

Helodidae

Cyphon variabilis Thunberg

Phalacridae

Olbicus corticalis Panzer

Lathrididae

Melanophthalma distinguenda Comoli

Coccinellidae

Rhizobius litura Fabricius
R. chrysomeloides Herbst
Stethorus punctillum Weise
Pullus auritus Thunberg
P. subvillosus Goeze
Scymnus apetzi Mulsant
Adalia decempunctata Linne
Synharmonia lyncea Linne
S. conglobata Linne
Vidua duodecimguttata Poda
Chilocoris bipustulatus Linne

Anobiidae

Lasioderma kiesenwetteri Schilsky

Ptinidae

Ptinus irroratus Kiesenwetter
P. bidens Olivier

Salpingidae

Rhinosimus planirostris Fabricius

Anthicidae

Anthicus floralis Linne

Anaspidae

Anaspis ruficollis Fabricius

Tenebrionidae

Nalassus assimilis Kuster

Cerambycidae

Acanthoderes claviper Schrank

Chrysomelidae

Orsodacne lineola Panzer
Cryptcephalus fulvus Goeze
Phyllotreta procera Redtenbacher
Longitarsus pellucidus Foudras

Bruchidae

Bruchus tristis Boheman
Bruchidius nanus Germar
B. lividimanus Gyllenhal
B. fasciatus Olivier

Anthribidae

Tropideres albistrois Herbst
T. cinctus Paykull

Curculionidae

Apion cracca Linne
A. rufirostre Fabricius
A. columbinum Germar
A. pubescens Kirby
A. flavofemoratum Herbst
A. pavidum Germar
Polydrusus marginatus Stephens
P. cervinus Linne
Caulostrophus subsulcatus Boheman
Curculio glandium Marsham
C. villosus Fabricius
Miarus ursinus Abeille
Rhynchaenus erythropus Germar
R. irroratus Kiesenwetter
Attelabus nitens Scopoli
Byctiscus populi Linne

Lépidoptères**Lymantriidae**

Lymantris dispar Linne

Noctuidae

Catocala nymphagoga Esper

Tortricidae

Tortrix viridana Linne

Gelechiidae

Teleiodes decorella Haworth

Hyménoptères**Myrmicidae**

Crematogaster scutellaris Olivier
Leptothorax niger Forcl

Formicidae

Plagirolepis pygmaea Latreille
Camponatus cruentatus Latreille
C. fallax Nylsen
C. lateralis Olivier
C. piceus Leach
C. truncatus Spinola
Lasius niger Linne
L. alienus Forster

Thysanoptères**Phlaeothripidae**

Haplothrips phillyreae Bagnall

Psocoptères**Stenopsocidae**

Graphopsocus cruciatus Linne

Ellipsocidae

Ellipsocus hyalinus Stephens
Hemineura hispanica Enderlein

Mesopsocidae

Mesopsocus dubosqui Badonnel

Trichopsocidae

Trichopsocus dali Mac Lachlan

Peripsocidae

Ectompsocus briggsi Mac Lachlan

Psocidae

Blaste conspurcata Rambur

Hétéroptères**Pentatomidae**

Eurydema festiva Linne
Pentatoma juniperina Linne

Rhaphigaster incarnatus Germar

Coreidae

Gonocerus juniperi Herrich-Schaffer

Lygaeidae

Lygaeus equestris Linne
Ophthalmicus erythrocephalus Lucas
Kleidocerys ericae Hoever

Tingidae

Tingis auriculata Costa

Anthrocoridae

Anthocoris nemoralis Fabricius
Brachysteles parvicornis Costa

Miridae

Calocoris infusus Herrich-Schaffer
Adelphocoris vandalicus Rossi
Lygus pratensis Linne
Camptobrochis punctulatus Fallén
Heterotoma merioptera Scopoli

Homoptères**Ledridae**

Ledra aurita Linne

Aphididae

Dryaphis roboris Linne

L'inventaire comprend 169 espèces en majorité eurytopes (44,3 %) car le feuillage de l'arbre est un milieu non hostile, susceptible d'accueillir les espèces à large dispersion écologique. Le pourcentage des espèces frondicoles strictes (populations dominantes en canopée) est élevé (32,8 %) par rapport à celui de la strate herbacée (8,2 %) et de la strate sous-arbustive (7,1 %). Les floricoles sont évidemment présents (4,7 %), attirés lors de la floraison du chêne ou provenant des espèces végétales fleuries des autres strates. Curieusement, cinq espèces (2,9 %) sont terricoles (il s'agit d'espèces très véloces d'Araignées).

Dans la communauté arboricole phytophage, dix espèces sont hôtes des chênes, sans discrimination d'espèce, avec toutefois une prédilection pour les chênes sclérophylles. Seul *Ebaeomorphus maculicollis*, Coléoptère Malachiidae serait — au moins en France — spécifique du chêne liège sur lequel il se rencontre, bien que rare (une capture pour nous), en avril et commencement de mai dans « tout le massif des Maures » (CAILLOL, 1914). Les prédateurs de cette communauté sont d'une part les Araignées (*Dendryphantes nidicolens*, *Tmarus*, *Olios*...) d'autre part les Coléoptères Coccinellidae (*Synharmonia lyncea*, *Adalia decempunctata*...) auxquelles s'ajoutent les deux espèces peu communes de Meconemidae (Ortho-

tères), *Cyrtaspis variopicta* et *Meconema meridionale*, ce dernier surtout rarement signalé (VOISIN, 1985).

Parmi les algophages et mycophages, se rangent les Psoctères ainsi que le Coccinellidae *Vidua duodecimguttata* vivant aux dépens des Périssporiales (CAILLOL, 1954), champignons inférieurs Pyrénomycètes.

La communauté sous-arbustive réunit des espèces des bruyères (*Kleidocerys ericae*), des genévriers (*Gonocerus juniperi*) et des genets (*Apion flavofemoratum*). Dans les parcelles où ces arbustes sont absents, les espèces ne sont pas représentées dans le cortège faunistique de la frondaison ; leurs populations sont faibles dans les parcelles sur pare-feux et s'accroissent lorsque la végétation devient plus importante.

Se trouve également dans le feuillage de l'arbre des espèces hôtes des Crucifères (*Eurydema festiva*), des légumineuses (*Apion cracca*, *Bruchus tristis*), des Malvacées (*Apion rufirostre*), des Campanulacées (*Miarus ursinus*), des Convolvulacées (*Longilarus pellucidus*)...

Le Curculionidae *Brachyderes pubescens*, très commun sur les chênes verts de garigue, en terrain calcaire, n'a pas été trouvé sur les chênes liège des Maures. L'Anthribidae *Tropi-*

TABLEAU 2

Abondance (A) et abondance relative (AR) des espèces dans l'ensemble des stations de novembre 1984 à novembre 1985 (non retenues les espèces ayant moins de 10 individus)

	A	AR		A	AR
<i>D. roboris</i>	437	12,5	<i>A. carnea</i>	26	0,7
<i>C. scutellaris</i>	394	11,2	<i>A. puncticollis</i>	25	0,7
<i>P. marginatus</i>	240	6,8	<i>P. subvillosus</i>	25	0,7
<i>T. stellio</i>	174	5,0	<i>A. cinctus</i>	25	0,7
<i>P. rufus</i>	151	4,3	<i>A. erberi</i>	24	0,7
<i>D. nidicolens</i>	142	4,0	<i>L. dispar</i>	23	0,6
<i>A. cucurbitinus</i>	138	3,9	<i>P. cervinus</i>	22	0,6
<i>K. ericae</i>	138	3,9	<i>H. phillyrea</i>	21	0,6
<i>A. decempunctata</i>	120	3,4	<i>R. incarnatus</i>	21	0,6
<i>S. lyncea</i>	119	3,4	<i>C. brevipis</i>	18	0,5
<i>T. tinctum</i>	107	3,1	<i>E. sylvestris</i>	18	0,5
<i>O. lannio</i>	98	2,8	<i>X. cristatus</i>	17	0,5
<i>A. sabina</i>	62	1,8	<i>B. fischeri</i>	16	0,5
<i>T. onustus</i>	62	1,8	<i>N. assimilis</i>	16	0,5
<i>C. conica</i>	58	1,6	<i>C. punctulatus</i>	15	0,4
<i>Linyphia</i> sp.	54	1,5	<i>O. spongitaris</i>	15	0,4
<i>A. vestitus</i>	48	1,3	<i>T. impressum</i>	13	0,4
<i>T. genistae</i>	42	1,2	<i>P. opilio</i>	11	0,3
<i>D. puella</i>	41	1,1	<i>A. armida</i>	11	0,3
<i>E. briggsi</i>	38	1,1	<i>L. decipiens</i>	11	0,3
<i>S. globosum</i>	36	1,0	<i>R. erythropus</i>	10	0,2
<i>M. acalypha</i>	36	1,0	<i>O. lineatus</i>	10	0,2
<i>C. genevensis</i>	31	0,9	<i>C. seidlitzii</i>	10	0,2
<i>O. corticalis</i>	31	0,9	<i>I. hamatus</i>	10	0,2

deres albostris est ici en situation très méridionale par rapport aux localisations citées en littérature.

La canopée est donc un microsystème (*sensu* PICARD 1985) où les relations avec l'espace extérieur, représenté ici par les autres strates, sont particulièrement accentuées.

3 — STRUCTURE DU PEUPLEMENT

3.1. STRUCTURE DU PEUPLEMENT GLOBAL (Tabl. 2 et 3)

La hiérarchisation des espèces montre l'importance relative d'une population dans le peuplement. Ainsi l'Araignée Thomisidae *Tmarus stello* occupe successivement :

le 1er rang en novembre 84 le 4ème rang en août
le 2ème rang en décembre 84 le 3ème rang en septembre
le 8ème rang en janvier le 6ème rang en octobre
le 3ème rang en février le 1er rang en novembre 85
le 5ème rang en juillet

Le Coléoptère phytophage *Polydrusus marginatus* apparaît ainsi :

au 6ème rang en février 85 au 1er rang en août
au 3ème rang en mars 85 hors rang en juin
au 1er rang en avril absent de tout autre relevé

Les deux espèces de Coccinellidae *Synharmonia lyncea* et *Adalia decempunctata* sont présentes sur toutes les parcelles et dans tous les relevés avec un rang variable mais jamais prépondérant (5ème ou 6ème).

TABLEAU 3

Abondances relatives mensuelles de principales populations du peuplement frondicole

Novembre 1984		Janvier 1985	
<i>T. stello</i>	8,6	<i>K. ericae</i>	16,3
<i>K. ericae</i>	7,7	<i>A. decempunctata</i>	16,1
<i>P. rufus</i>	6,2	<i>P. rufus</i>	7,1
<i>C. scutellaris</i>	6,2	<i>O. lannio</i>	7,1
<i>A. decempunctata</i>	5,7	<i>A. sabina</i>	6,5
<i>T. genistae</i>	5,3	<i>S. lyncea</i>	6,0
<i>D. nidicolens</i>	5,0	<i>D. nidicolens</i>	4,9
<i>D. roboris</i>	4,6	<i>T. stello</i>	4,3
<i>A. cucurbitinus</i>	4,4	<i>A. cucurbitinus</i>	4,3
<i>C. conica</i>	4,2	<i>D. puella</i>	3,8
<i>T. tinctum</i>	3,9	<i>A. erberi</i>	3,3
<i>S. lyncea</i>	3,7		
Décembre		Février	
<i>P. rufus</i>	13,1	<i>P. rufus</i>	12,2
<i>T. stello</i>	12,7	<i>A. cucurbitinus</i>	9,4
<i>E. briggsi</i>	12,7	<i>T. stello</i>	7,2
<i>S. lyncea</i>	7,2	<i>T. genistae</i>	7,2
<i>A. cucurbitinus</i>	6,3	<i>D. nidicolens</i>	6,5
<i>K. ericae</i>	5,9	<i>P. marginatus</i>	5,0
<i>A. decempunctata</i>	5,0	<i>D. puella</i>	5,0
<i>H. phillyreae</i>	4,1	<i>T. tinctum</i>	5,0
<i>M. acalypha</i>	3,6	<i>K. ericae</i>	4,3
<i>A. sabina</i>	3,6	<i>S. lyncea</i>	3,6
<i>R. incarnatus</i>	3,2		
		Mars	
		<i>P. rufus</i>	12,6
		<i>K. ericae</i>	10,3

Sur un inventaire global de 169 espèces, les valeurs d'abondance relatives limitent les populations les plus importantes (supérieures à 3 %) au maximum à 12 espèces.

3.2. VARIATIONS DES POPULATIONS

Le rythme d'occupation spatio-temporel montre quatre cas précis :

— occupation spatio-temporelle maximale : *D. nidicolens*, *T. stellio*, *S. lyncea*, *A. decempunctata* se rencontrent dans tous les relevés et sur toutes les parcelles, à quelques exceptions près.

— occupation spatio-temporelle limitée : le Tenebrionidae *N. assimilis* est absent des parcelles 3, 5 et 7 et ne se rencontre qu'en octobre-novembre et en mai-juin ; le Lygaeidae *K. ericae* est absent de la parcelle 4 (sans strate arbutive) et les adultes disparaissent totalement en mai-juin.

— occupation globale de l'espace mais rythme limité dans le temps : le Curculionidae *P. marginatus* est absent de tous les relevés de juillet à janvier.

— présence accidentelle d'espèces peu fréquentes dans les arbres (*Tetragnatha extensa*) ou provenant de proches biotopes comme la ripisylve de Gageai (*Cryptocephalus fulvus*, *Byctiscus populi*).

Les valeurs mensuelles d'abondance relative (Tabl. 3) se révèlent les plus élevées pendant la saison chaude (juin, août, septembre, octobre), sans dépasser toutefois une valeur moyenne (43 %). Un hiatus important sépare le premier rang du deuxième rang pendant cette période, montrant la large dominance d'une population déterminée (cas du *Dryaphis roboris*).

Un cas particulier concerne la parcelle 11 : pour éviter les risques du départ d'incendie, le sous-bois de cette parcelle a été coupé, ratissé et brûlé le 28 mars 1985. Le même jour, alors que le débroussaillage était en cours depuis quelques heures seulement, nous avons constaté la forte colonisation du feuillage par la faune du sous-bois. Cette forte densité de faune continue à s'observer pendant trois relevés successifs. Par la suite, la régénération du sous-bois a favorisé le retour de populations de cette strate et les valeurs d'abondance des frondicoles sont redevenues normales.

3.3. DIVERSITÉ ET ÉQUITABILITÉ (Tabl. 4)

L'indice de Shannon permet d'apprécier la diversité et le degré d'équilibre du peuplement. Cet indice s'exprime par la formule :

$$I_{sh} = 3,322 (\log Q - \frac{1}{Q} \sum q_i \log q_i)$$

où q = nombre total d'individus,
 q_i = nombre d'individus par espèce.

A partir de cet indice, se calcule l'équitabilité, définie comme le rapport de la diversité spécifique réelle à la diversité maximale.

On constate qu'un «peuplement équilibré» (selon DAGET, 1976) s'installe de novembre à mars ($E = 80\%$), c'est-à-dire pendant la période fraîche, le mois d'octobre 1984 assurant la transition ($E = 77\%$) entre cette période et la saison chaude et sèche où l'équitabilité est plus instable. Le peuplement de juillet tranche par la valeur élevée de son équitabilité ($E = 88\%$) due à la présence d'une population de

TABLEAU 4

Diversité et équitabilité mensuelles
 (toutes stations confondues)

	I sh	I max	E
Novembre 1984	4,88	5,75	84,88
Décembre	4,29	5,17	83,02
Janvier 1985	4,41	5,04	87,53
Février	4,41	5,08	86,74
Mars	4,52	5,42	83,38
Avril	3,85	5,58	68,91
Mai	4,14	5,72	72,33
Juin	3,73	5,54	67,27
Juillet	4,86	5,52	88,03
Août	3,79	5,24	72,31
Septembre	3,57	5,42	65,90
Octobre	4,09	5,28	77,44
Novembre	3,64	4,52	80,58
Cycle complet	5,28	7,40	71,47

la Fourmi *Crematogaster scutellaris* dont l'abondance n'est pas excessive et par le défaut du Puceron *Dryaphis roboris* qui normalement dépasse largement en abondance relative les autres populations en saison sèche (Tabl. 4).

Considérée dans son ensemble, la communauté frondicole du chêne hège des Maures et forte, comparée à celle que l'on observe en forêt de Mamora (MAHARI, 1980) ; les valeurs de l'équitabilité dans les deux pays oscillent autour d'une moyenne :

Maures	I sh = 5,26	E = 71,47 %
Mamora (semi aride)	I sh = 2,74	E = 70,13 %
Mamora (sub-humide)	I sh = 2,94	E = 82,17 %

3.4. DEGRÉS D'AFFINITÉ DES PARCELLES

Un dendrogramme destiné à montrer les affinités entre parcelles a été réalisé selon l'une des méthodes exposées par DAGET (1976), avec l'aide d'un programme ordinateur, en tenant compte de trois axes (Fig. 2).

On observe trois ensembles :

— l'ensemble des parcelles 1, 2, 7 ; situées dans un même secteur, alignées dans un axe nord-sud (route de Gageai), elles ont une exposition d'adret, avec un sous-bois clair de moyenne densité. Les deux premières, très voisines géographiquement, ont une équitabilité semblable (81 et 86 %) alors que la dernière, plus sèche (strate à *Brachypodium ramosum*), a une équitabilité plus faible ;

— un ensemble moins homogène caractérisé soit par une strate arbutive dense (parcelles 3, 6, 8, 10) soit par une riche couverture de Graminées (parcelle 4). On y distingue deux sous-ensembles, l'un à peuplement relativement bien équilibré (parcelles 4, 10), l'autre à faible équilibre (parcelles 3, 6, 8) ;

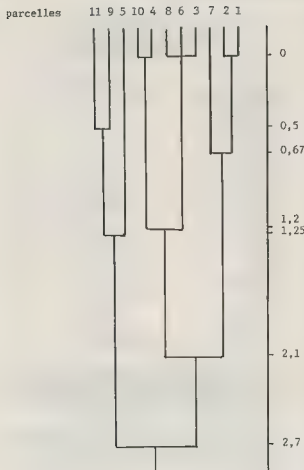


FIG. 2. — Affinités des parcelles de chêne liège d'après le dendrogramme établi par ordinateur (analyse des données DATA Vision, logiciel M. ROUX).

— un ensemble à sous-bois dégradé : la parcelle 5, butte perturbée par la fréquentation des pique-niqueurs, la parcelle 9 sur pare-feu en bord de route et la parcelle 11 débroussaillée et brûlée.

Discussion sur la structure du peuplement

Les espèces prédatrices sont représentées dans la plupart de nos relevés, sans localisation à une strate précise ; pour les carnassiers en effet, il n'y a pas de régime spécifique, les proies correspondant seulement à un créneau de taille. Leurs populations n'atteignent pas les valeurs d'abondance relative de celles des espèces phytophages liées à une seule plante ou plus souvent à un petit groupe de plantes des strates inférieures. Il s'établit une chaîne de nourriture conditionnée par l'architecture végétale locale du massif forestier.

Les déplacements de populations provenant du sous-bois déterminent une structure verticale qui contribue à assurer une liaison plus étroite de la faune frondicole avec l'environnement forestier qu'avec l'arbre-support comme l'ont suggéré BIGOT, BONIN et ROUX (1983) à partir d'une analyse de structure horizontale en forêt de la Sainte-Baume.

Les fortes valeurs d'équité de la communauté frondicole du chêne liège, de novembre à mars, se retrouvent en suberaie subhumide de la Mamora (MAHARI, 1980) mais

avec également de fortes valeurs en septembre et octobre ; en suberaie semi-aride, les valeurs d'équité sont faibles en février et en mars.

Dans le taillis de chêne vert de type plus septentrional (BIGOT et PONEL, 1985), le peuplement frondicole de Coléoptères et de Psocoptères montre, en mai et septembre, des valeurs relativement élevées, ce qui s'expliquerait par l'influence favorable du couvert végétal, dense et en bonne vitalité, pendant cette période particulièrement chaude et sèche.

4 — BIOMASSES

Pour faciliter les comparaisons de faune entre milieux et pour apprécier plus aisément leur potentialité alimentaire, la quantification d'une communauté animale peut être faite en utilisant les biomasses (fraîches ou sèches).

Pour les problèmes qui nous concernent, la biomasse fraîche nous paraît plus judicieuse. Elle tient compte de la masse totale de chair animale et d'eau organique mis à la disposition des différents consommateurs de la strate arborée. De plus, la biomasse fraîche permet, dès la pesée terminée, la récupération des individus en bon état indispensables pour l'identification de l'espèce et la vérification ultérieure éventuelle par le spécialiste.

La pesée des récoltes a lieu obligatoirement dans les 24 heures qui suivent le relevé ; les exemplaires conservés en vase clos pendant plusieurs heures sont laissés à l'air libre pendant deux heures avant la pesée.

La biomasse ne peut être retenue que dans la mesure où les relevés sont standardisés.

Les groupes zoologiques, classés par valeurs décroissantes de biomasses (g/m²), toutes parcelles et tous relevés confondus, montrent sur un cycle annuel la large dominance des chenilles (23,95 g) qui arrivent à défolier partiellement les chênes certaines années. Dans les «divers» qui viennent ensuite (12,00 g) se rangent les Pucerons (*D. roboris*), les Cicadelles (surtout les larves), les Barbitistes immatures... Les Araignées suivent en troisième position (8,62 g) : ce sont presque uniquement des stades juvéniles, quelques rares adultes étant récoltés à l'occasion d'un seul relevé, rarement de deux relevés consécutifs.

Les Coléoptères (4,59 g), bien que toujours présents dans un relevé, n'ont qu'une faible représentation pondérale, avec surtout des Coccinellidae, des Curculionidae et des Elateridae. Ils l'emportent cependant sur les Hémiptères (2,77 g), représentés essentiellement par *K. ericae*, avec ça et là quelques spécimens de Pentatomidae de poids important. Les Fourmis ont une biomasse faible (1,97 g) dans l'ensemble car elles sont présentes uniquement pendant la belle saison ; *Crematogaster scutellaris* est la Fourmi que l'on rencontre le plus fréquemment dans les prélèvements car elle installe avec préférence ses colonies dans le siège de *Quercus suber*.

Les valeurs des biomasses stationnelles (tous relevés confondus) montrent :

— des biomasses faibles pour cinq des sept parcelles de Gageai (de 2,47 g à 3,74 g) ;

— des biomasses moyennes pour les stations de Vaudrèches (6,30 g et 5,31 g) et du col de Fourche (4,69 g) ;

— des biomasses fortes pour la parcelle des Mayons (7,89 g) et pour les parcelles 3 (6,99 g) et 7 (8,78 g) de Gageai.

L'évolution temporelle des biomasses (toutes parcelles confondues) met en évidence (Fig. 3) une anomalie qui a tendance à devenir répétitive d'année en année, à savoir le pic

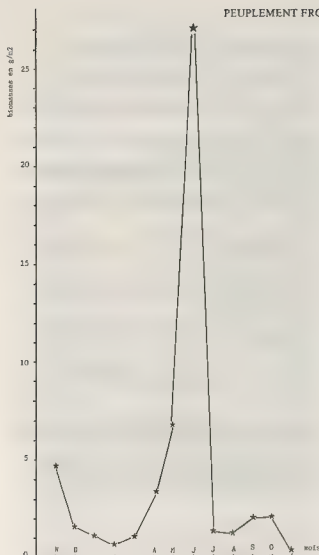


FIG. 3. — Biomasses mensuelles, toutes parcelles confondues

très marqué du mois de juin, correspondant à la prolifération des chenilles (déjà esquissée en mai) de trois espèces. *Lymantria dispar*, *Catocala nymphagoga* et *Tortrix viridana*; ces Lépidoptères, par la défoliation qu'ils provoquent, deviennent des ravageurs.

Il n'est pas exclu que l'attaque de ces chenilles ne soit à l'origine d'une baisse de la glandée par leur agression contre les bourgeons; un tel phénomène a été observé à la suite d'invasions de chenilles du Geometridae *Operophtera brumata* L. sur chênes caducifoliés (BONNET-MAÏMBERT, 1973).

Phénomène régulièrement constaté en milieu méditerranéen, les faibles biomasses sont celles des mois d'hiver (décembre, janvier, février) et des deux mois de pleine saison sèche (juillet, août).

Les biomasses du mois de novembre sont très différentes en 1984 et en 1985. Le pic de 1984 tient à la présence de deux exemplaires d'*Araneus* adultes femelles (*A. diadematus*, *A. armita*) de poids élevé; en 1985, il y a eu au contraire chute de la biomasse à cause d'une période précoce de froid.

Une comparaison des relevés de février en 1985 et en 1986 sur les parcelles 8 et 9 de la même station montre, selon nous, que le développement du sous-bois est un facteur qui agit sur

la biomasse des Arthropodes frondicoles. Ainsi, dans un premier temps, les biomasses de la parcelle 8, à sous-bois haut et dense, sont plus importantes que dans la parcelle 9 sur pare-feux d'un an. Dans un deuxième temps, il se produit une inversion des valeurs de la biomasse car le sous-bois de la parcelle 9 s'est développé tandis que les froids de l'hiver 1984-1985 ont provoqué la mort des bruyères et des calycotomes de la parcelle 8.

L'étude d'un cycle de biomasses des Arthropodes frondicoles montre donc la dominance pondérale des espèces phytophages, la diminution de ces biomasses en hiver et pendant les mois les plus chauds et les plus secs, une certaine unité territoriale (les parcelles proches géographiquement ont des biomasses de valeurs voisines) et surtout le rôle des strates du sous-bois dont la faune intervient tout au long du cycle par ses déplacements vers la communauté frondicole de l'arbre.

Il se révèle, pour conclure, que le peuplement d'Arthropodes frondicoles du chêne liège des Maures est qualitativement important; les deux groupes dominants de ce peuplement sont les Araignées et les Coléoptères. Il se confirme que les Araignées de la canopée sont en grande majorité des formes juvéniles, accomplissant dans cet habitat une partie seulement de leur cycle écologique. Il se pourrait que ces Araignées soient attirées dans les parties basses du feuillage de l'arbre par la forte densité des proies concentrées dans cet habitat (observations de OHMART *et al.*, 1983, sur *Eucalyptus*).

A un ensemble de populations frondicoles — un «cénon» *sensu* BLANDIN et LAMOTTE, 1985 — viennent s'intégrer des populations d'autres strates selon une dynamique conditionnée par les modifications naturelles des facteurs climatiques mais qui peut avoir également pour cause des atteintes à l'environnement.

Contrairement à ce qui se passe dans certaines forêts méditerranéennes, le peuplement frondicole n'est pas dominé en permanence par une population préférentielle, les espèces se classent dans des rangs différents selon les mois.

Les affinités entre parcelles dépendent de leur localisation géographique, de la densité du sous-bois et de la dégradation du sol.

Au cours des dernières années, les chênaies provençales sont envahies, en juin, par d'abondantes populations de chenilles qui, au moins par la défoliation qu'elles provoquent, peuvent intervenir sur la vitalité de la forêt.

Les affinités des communautés stationnelles dépendent de la localisation géographique des parcelles, de la densité du sous-bois et des perturbations de l'environnement. L'équivalence élevée de la communauté de la canopée se maintiendrait grâce aux déplacements des populations dans les différents habitats conditionnés par l'architecture végétale — en réponse à l'impact, contraignant ou non, de l'environnement. Le sous-bois assurerait, par la plus grande fréquence des espèces végétales et par le volume de leur feuillage, la qualité et la quantité des populations herbivores qui leur sont inféodées (NEUVONEN et NIEMELA, 1983). D'après LAWTON, 1983, la diversité et la richesse en Insectes chutent quand la diversité structurale de la végétation se réduit, et cela, même dans le cas où le nombre des espèces végétales ne diminue pas.

Remerciements

Nous exprimons notre gratitude aux personnes qui ont bien voulu nous faire bénéficier de leurs connaissances: R. LOISEL (végétation), G. DELYE, G. GUILLAUMONT, J. PERICART, P. FOMEL (déterminations ou vérifications respectivement des Fourmis, Psocques, Hétéroptères, Coléoptères), G. BONIN et P. LÉGIER (traitements statistiques). Nous remercions égale-

ment N. BALAGUER-POINSOT qui nous a prêté son concours dans toutes nos sorties, sans oublier les Services Forestiers de la subdivision de Toulon qui nous a accordé le permis de circulation dans les Maures. Nous remercions enfin M. M. LAMOTTE pour les critiques fructueuses dont il nous a fait bénéficier après lecture de notre manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT (L.), 1982. — Structure et dynamique des populations frondicoles d'insectes Coléoptères et Psocoptères dans la forêt de la Sainte-Baume. — *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 42, 7-18.
- BIGOT (L.), BONIN (G.) et ROUX (M.), 1983. — Variations spatio-temporelles entre la communauté des Coléoptères et Psocoptères frondicoles et la végétation dans le massif de la Sainte-Baume (Provence). *Ecol. Méditer.*, 9, 3-4, 173-191.
- BIGOT (L.) et PONEL (P.), 1985. — Étude d'un écosystème méditerranéen : la forêt domaniale mixte (chêne à *Quercus ilex* L. et à *Q. pubescens* Willd.) de la Gardiole de Rians. Composition et structure du peuplement des Arthropodes frondicoles. *Bull. Soc. Ecol.*, 16 (4), 269-272.
- BLANDIN (P.) et LAMOTTE (M.), 1985. — Ecosystèmes et évolution. *Courrier C.N.R.S.*, 59, 25-33.
- BONNET-MASIMBERT (M.), 1973. — Problème de l'irrégularité des glandées : peut-être un aspect entomologique ? *Rev. Forest. Fr.*, 25 (5), 375-377.
- BOUDY (P.), 1952. — Guide du forestier en Afrique du Nord. 1-505.
- CAILLOL (H.), 1954. — Catalogue des Coléoptères de Provence. *Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, 5, 1-725.
- DAGET (J.), 1976. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson Paris, 1-172.
- DAJOZ (R.), 1980. — *Écologie des Insectes forestiers*. Gauthier-Villars, Paris, 1-489.
- LAWTON (J.H.), 1983. — Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 28, 23-39.
- LOISEL (R.), 1976. — La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. *Thèse, Aix-Marseille*, 1-384.
- MAHARI (S.), 1980. — Étude de la communauté des insectes frondicoles dans la forêt de la Mamora (Maroc). *Thèse spécial., Aix-Marseille*, 1-200.
- MASUREL (Y.), 1964. — *La Provence cristalline et ses enveloppes sédimentaires*. Louis-Jean Gap, 1-361.
- MOLINIER (R.), 1935. — Étude phytosociologique et écologique en basse Provence. *Mém. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 1-272.
- MOLINIER (R.) et MOLINIER (R.), 1970. — La forêt méditerranéenne en basse Provence. *Forêts et Espaces Naturels*, Marseille, 1-75.
- NEUVONEN (S.) and NIEMELA (P.), 1963. — Species richness and faunal similarity of arboreal insect herbivores. *Oikos*, 40, 452-459.
- OHMART (C.P.), STEWART (L.G.) and THOMAS (J.R.), 1983. — Phytophagous insect communities in the canopies of three Eucalyptus forest types in south eastern Australia. *Australian Journ. Ecol.*, 8, 395-403.
- PICARD (J.), 1985. — Réflexions sur les écosystèmes benthiques : hiérarchisation, dynamique spatio-temporelle. *Tethys*, 11 (3-4), 230-242.
- PONS (A.), 1984. — Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le pliocène et le quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia*, 38, 427-439.
- TURNER (B.D.), 1974. — The population dynamics of tropical arboreal Psocoptera (insecta) on two species of conifers in the Blue Mountains, Jamaica. *Journ. Anim. Ecol.*, 43 (2), 323-337.
- VOISIN (J.F.), 1985. — *Meconema meridionale* à Bretigny, Essonne (Orthoptère Meconemidae). *Entomol.*, 41 (3), 117-118.

IMPORTANCE DES ZONES HUMIDES DE LA DÉPRESSION BRIÉRONNE POUR L'AVIFAUNE AQUATIQUE I. Reproduction et estivage*

par P. CONSTANT, P. BONNET, M.-C. EYBERT

Laboratoire des Systèmes naturels et modifiés (M.N.H.N.), C.N.R.S., L.A. 696, Faculté des Sciences Rennes 1
Avenue du Général Leclerc — 34042 RENNES Cedex

et J. HEDIN

Parc Naturel Régional de Brière - Rozé — 44550 ST-MALO-DE-GUERSAC

MOTS-CLÉS : Oiseaux d'eau - Reproduction - Estivage - Répartition - Bassin du Brivet

KEY-WORDS : Wetland birds - Breeding - Summering season - Distribution - Brivet's Basin.

RÉSUMÉ (Travail original)

L'analyse des différents groupes d'Oiseaux d'eau et Rapaces peuplant les marais de la dépression briéronne (Loire Atlantique) permet de préciser, sur la base de données provenant de 5 saisons de reproduction (1980 à 1985), la répartition des effectifs nicheurs sur l'ensemble de la zone d'étude (19.000 ha).

Il apparaît que la diversité des groupements végétaux est un facteur essentiel pour la reproduction et l'estivage d'un grand nombre d'espèces. Les rôles des formations prairiales d'une part, des groupements à plantes flottantes et roseaux d'autre part, sont complémentaires dans l'espace et dans le temps.

La pérennité de ce phénomène est assurée par le maintien des activités traditionnelles.

SUMMARY (Original scientific paper)

*Relations between marsh birds and the wet swamps
of the basin of Brière (France, Loire Atlantique)*

Different groups of marsh birds and birds of prey living in the marshes located in the basin of Brière (north of Loire's estuary) have been studied. The observations based on 5 breeding seasons (1980 to 1985) gave us the distribution and the number of breeding pairs in the whole studied area (19.000 ha).

Vegetation diversity plays an important role in breeding and summering of a great number of species. Prairie marshes on one hand, floating plants and reed-beds on the other hand, have a complementary spatial and temporal role.

Perenniality of this phenomenon is maintained by traditional human activities.

INTRODUCTION

L'analyse de la reproduction et des stationnements post-nuptiaux de l'avifaune non passeriforme des marais de la dépression briéronne, au nord de l'estuaire de la Loire, précède l'étude de l'évolution des stationnements hivernaux et pré-nuptiaux des Anseriformes et Laro-limicoles, faite dans ce même secteur (CONSTANT et coll. à paraître).

Rappelons que cette région constitue, au sein des zones humides du littoral atlantique français, un marais d'une extrême importance (zone A du projet M.A.R.) tant pour l'hivernage que pour la reproduction des oiseaux d'eau ; cette zone tire en effet son intérêt de la conjonction de plusieurs facteurs dont les principaux sont :

— Une extension particulière des terrains inondables.

— Une diversité des milieux qui provient :

- de l'existence d'un gradient d'halophilie qui accroît le nombre des groupements végétaux (ROZE et coll., 1980),

- des activités humaines dont les pressions se sont profondément modifiées depuis ces quarante dernières années.

- d'une variabilité des niveaux d'eau qui provoquent d'importantes modifications des milieux dans le temps et dans l'espace.

— Une situation privilégiée sur le littoral atlantique, responsable d'une des plus fortes richesses d'oiseaux nicheurs (in BLONDEL et HUC, 1978).

Si l'ensemble du système d'hivernage du sud de la Bretagne et, ponctuellement, de la Basse-Loire, a fait l'objet de nombreuses analyses (MAHEO, 1971 ; HEMERY et coll., 1979 ; YESOU et TROLLIER, 1983), l'avifaune nicheuse et, en particulier, celle de la Grande-Brière et de ses marais périphériques, a surtout donné lieu à des observations nom-

* Reçu le 12 XII 86, accepté le 4.2.87

breuses mais souvent fragmentaires : BLANDIN (1864), MAGAUD-D'AUBUSSON (1911), BOQUIEN (1948), DOUAUD (1948, 1949, 1954) et, plus récemment, CONSTANT (1970, 1972), GUERMEUR et MONNAT (1980), EYBERT et coll. (1981), HEDIN (1985).

Face aux projets d'aménagements hydrauliques qui font peser de graves menaces sur la richesse ornithologique de ces marais, il était donc urgent de réactualiser et de préciser, sur la base des données récoltées durant ces dernières années, le statut et la répartition de l'avifaune nicheuse des groupes suivants : Anatidés, Laro-limicoles, Rallidés, Ardeidés, Podicipidés et Rapaces associés aux marais.

PRÉSENTATION DE LA ZONE D'ÉTUDE

Les marais briérons, qui occupent une surface d'environ 19.000 hectares, se présentent en une succession de dépressions en étroite interdépendance et comprennent quatre principaux compartiments (Fig. 1) :

A l'Ouest :

— Le marais indivis ou grande Brière Mottière (7.000 hectares, dont la réserve des Grands Charreaux : 700 hectares) en bordure duquel se situe le Parc Animalier de St. Malo de Guersac (30 hectares) ; créé en 1980 dans le cadre du Parc Naturel Régional de Brière (P.N.R.B.), ce parc présente

aux visiteurs l'essentiel des oiseaux de ce marais. 2.000 hectares de marais s'étendent par ailleurs à l'ouest et au nord de la Grande Brière Mottière.

A l'est :

— Le bassin de la Boulaie et du Priory : 4.800 hectares.

— Les marais de Donges, Besné et de la Taillée : 3.000 hectares.

— Les marais du haut Brivet : 2.000 hectares

L'alimentation en eau de la Brière se fait actuellement d'une manière très irrégulière, par suite d'un envasement progressif responsable d'une mauvaise évacuation des eaux de ruissellement hivernales et d'une insuffisance d'alimentation aux périodes de sécheresse estivale (captage des eaux de la nappe phréatique de Campbon).

DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION

Décrite, en Grande Brière, par DUPONT (1973, 1975) et, plus récemment, sur l'ensemble des marais du bassin du Brivet (DUPONT et coll., 1983), la végétation de ces zones humides est riche et diversifiée. La répartition des groupements végétaux, définis et cartographiés — dans un premier temps, par ROZE et coll. (1980) en Grande Brière Mottière, dans les marais de la Boulaie à l'est, de la Chapelle des marais



FIG. 1. — Localisation des marais du Brivet et répartition simplifiée des principaux groupements végétaux

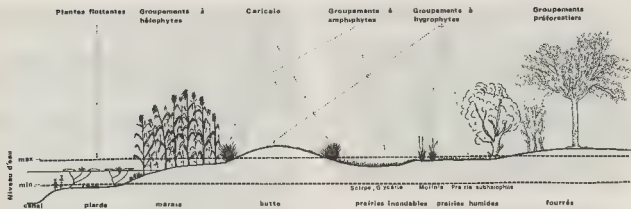


FIG 2 — Coupe schématique de la topographie du marais briéron et de sa colonisation par la végétation en fonction du niveau d'eau.

au nord, et du bas-Brivet au sud-est — dans un deuxième temps, par le P.N.R.B. (BERNARD, 1986) dans les marais privés de Sem et de Donges au sud-est, de Besné et de Dréféac au nord-est — fait apparaître différentes zones plus ou moins imbriquées.

Schématiquement, l'installation des divers groupements (Fig. 2), depuis l'eau libre jusqu'aux zones périphériques des plans d'eau, est liée à la profondeur de l'eau ainsi qu'à la nature du substrat et des activités humaines.

1. GROUPEMENTS DES PLANTES FLOTTANTES OU ENRACINÉES DANS LA VASE

Bien représentés dans les anciennes zones d'extraction de tourbe (piardes), ils se développent également dans les canaux et occupent entre 2 et 3 % de la surface des marais. Les plantes aquatiques se composent essentiellement de Lentilles d'eau (*Lemna* sp.) et de plantes submergées : Myriophylles (*Myriophyllum* sp.), Cératophylles (*Ceratophyllum demersum*) et Utriculaires (*Utricularia vulgaris*).

D'autres plantes appartiennent également à ces groupements : Nénuphars (*Nymphaea alba*), Morène (*Hydrocharis morsus-ranae*) et divers Potamots (*Potamogeton natans* notamment). Elles occupent 30 à 50 % des surfaces d'eau libre.

2. GROUPEMENTS A HÉLOPHYTES OU ROSELIÈRES

Développés autour des piardes et sur les parties non entretenues du marais, ils représentent un des éléments prédominants du paysage en occupant entre 40 et 50 % des zones cartographiées et se répartissent principalement dans les marais indivis, la Boulaie et le bas-Brivet.

Composée pour l'essentiel du Gros Roseau (*Phragmites communis*) qui forme des peuplements particulièrement importants dans les marais indivis, cette végétation se caractérise également par la présence de la Massette (*Typha angustifolia*) et du Jonc des chaisiers (*Scirpus lacustris*) dans les zones rarement exondées, par celle du Petit roseau (*Phalaris arundinacea*) et de la Grande Glycérie (*Glyceria maxima*) dans les zones exondées en période estivale et, ponctuellement, par celle du Rubanier (*Sparganium ramosum*) et du Ros (*Cladium mariscus*).

Sur les zones anciennement soumises aux remontées d'eau

saumâtre, des groupements à *Scirpus tabernaemontani* et *Scirpus maritimus* peuvent se développer comme dans les marais du sud-est de la Grande-Brère Mottière.

3. GROUPEMENTS A LAÏCHE ÉLEVÉE (*Carex elata*)

Ceux-ci se situent entre la roselière et les prairies humides ils manquent parfois, mais se trouvent bien représentés à la périphérie des buttes, parties toujours émergées du marais. Au nord et à l'ouest de la Grande Brère, les sols plus acides sont également propices au développement de cariçaies. Cette laïche croît en formant des touradons serrés entre lesquels l'eau circule une grande partie de l'année.

4. GROUPEMENTS A AMPHIPHYTES DES PRAIRIES INONDABLES

Submergées la majeure partie de l'année, ces prairies représentent entre 5 et 10 % des surfaces prospectées et se répartissent sur le pourtour des buttes et du marais en entrant parfois directement en contact avec la roselière, à l'ouest et au sud de la Grande Brère Mottière.

Trois principaux faciès sont distingués :

- Groupement à Souchets (*Scirpus multicaulis*) et Juncus (*Juncus bulbosus*).
- Groupement à Scirpe des marais (*Scirpus palustris*) qui est souvent absent.
- Groupement à Glycérie *Glyceria fluitans*.

Ces prairies supporte, même sous une faible profondeur d'eau, un pâturage en période printanière.

5. GROUPEMENTS A HYGROPHYTES

Plus rarement inondées en dehors de la période hivernale, les prairies humides ou mésophiles correspondant à ces groupements occupent environ 45 ou 50 % de la dépression Briéronne et constituent une transition entre les marais, les cultures avoisinantes ou les zones boisées.

Plusieurs groupements les composent :

— Groupement à Molinie (*Molinia caerulea*), répandu au nord et à l'ouest de la Grande Brière.

— Groupement à Agrostis (*Agrostis stolonifera* et *Agrostis canina*) qui s'installe souvent sur les parties les plus hautes des buttes et de la périphérie du marais, au sud-est de la Brière.

— Groupement des prairies sub-halophiles qui se substituent progressivement, en bordure de Loire, à celui à Agrostis du sud de la Grande Brière Mottière. La flore particulière de ces prairies témoigne des remontées, anciennement régulières mais actuellement épisodiques, d'eau saumâtre lors de certaines marées.

Hormis le groupement à Molinie, ces prairies sont l'objet d'un pâturage extensif important.

6. GROUPEMENTS PRÉFORESTIERS

Composés le plus fréquemment de Saules (*Salix atrocinerea*) qui colonisent les prairies humides abandonnées et les roselières, ils délimitent souvent la bordure du marais et occupent près de 5 % de la dépression briéronne, le Prunellier (*Prunus spinosa*), l'Aubépine (*Crataegus monogyna*), les formations de Laureau (*Myrica gale*) ou le Chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*) s'implantent localement, parfois aux sommets des buttes mais surtout en bordure des marais.

MÉTHODOLOGIE

En période de reproduction, les méthodes de dénombrement des oiseaux d'eau et, en particulier, des Anatidés, comme le fait remarquer DZUBIN (1969), manquent de standardisation. En effet, les difficultés de pénétration des milieux (roselières en particulier), le grand nombre d'espèces à recenser, leur grande dispersion, leur discrétion et le nombre relativement faible d'observateurs, compte-tenu de la surface à prospecter, sont autant de facteurs que nous avons dû prendre en compte pour le choix des méthodes.

Pour ces raisons nous avons été par ailleurs amenés à collecter des éléments d'information dans la bibliographie régionale (Parc Naturel Régional de Brière, Société d'Étude pour la Protection de la Nature en Bretagne, Groupe Ornithologique de Loire Atlantique) ou auprès des chasseurs de gibier d'eau. Les résultats ne peuvent avoir un caractère exhaustif, mais plutôt celui d'une indication relative d'abondance. Les nombres de couples nicheurs consignés dans les tableaux, correspondent aux minimum et maximum enregistrés au cours de la période 1980-1985.

Selon les affinités écologiques ou comportementales des groupes d'espèces que nous avons étudiés, trois types de méthodes ont été employés. Ils concernent respectivement :

- Les espèces qui font preuve d'un comportement territorial prononcé

Il s'agit en particulier des limicoles qui nichent en petit nombre (Petit Gravelot, Bécassine des marais, Barge à queue noire, Chevalier gambette), d'un Ardeidé (Butor étoilé), d'un Rallidé (le Râle d'eau) et, secondairement des Rapaces.

La méthode de recensement utilisée dérive de celle des plans quadrillés mise au point pour les Passereaux (POUGH, 1950 ; BLONDEL, 1969) ; elle consiste :

- pour les limicoles, à visiter régulièrement, au cours de

la saison, les secteurs potentiels de reproduction (prairies humides) et à noter tous les indices de nidification (parades nuptiales, nids et présence de jeunes) ;

- pour les Rallidés, à faire des dénombrements auditifs dans les roselières ; une phragmitaie de plus de 100 hectares a fait l'objet de recensements absolus au printemps 1983 (HEDIN, 1985), permettant ainsi d'estimer leurs densités dans ces milieux très fermés ;

- pour le Butor étoilé, à dénombrer les mâles chanteurs au cours des mois de mai et de juin sur l'ensemble de la zone étudiée ;

- pour les Rapaces, en particulier le Busard des roseaux, à comptabiliser en début de saison de reproduction, les individus observés en vol en milieu de journée

Toutefois, les variations des niveaux d'eau auxquelles sont soumises très étroitement ces espèces, limitent la précision de ces méthodes et la comparaison interannuelle des résultats

- Les espèces qui nichent en petites colonies : Laridés, certains Ardeidés ou limicoles

Le recensement des couples nicheurs consiste à :

- dénombrer les nids occupés quand le site de reproduction est accessible et que le risque de dérangement est minime (Héron cendré, Vanneau huppé .).

- recenser régulièrement au cours de la saison de nidification les adultes en survol ou posés dans les colonies d'accès plus ou moins difficiles (Laridés)

Les résultats paraissent relativement fiables dans la mesure où les colonies sont peu nombreuses et peuvent être facilement circonscrites. Les principaux risques d'erreur proviennent de couples isolés qui peuvent échapper à la prospection et des variations brutales du niveau d'eau qui entraînent des fluctuations saisonnières importantes de l'effectif nicheur, ou même un déplacement total des colonies.

- L'ensemble des Anatidés, Grèbes et Foulques

Pour la majorité des espèces de canards (de surface en particulier), et pour la Foulque, le cantonnement des couples est assez bien marqué. Ainsi, comme l'indique TOURNIER (1979), la détection des couples s'effectue avant et au début de la période de ponte et d'incubation pour le Colvert, la Sarcelle d'hiver et la Foulque, mais également pour le Canard Souchet et la Sarcelle d'été dont les couples, surtout les mâles, sont bien visibles en pleine eau. En effet, chez ces espèces, la grande dispersion des nids sur le marais et la discrétion des couvées interdisent toute recherche systématique. Cette dernière exigerait un investissement en temps et en observateurs beaucoup trop important et, en outre, manquerait de précision.

En revanche, les couples de canards plongeurs, de Tadorner et de Grèbes, qui nichent en densité beaucoup plus faible, sont recensés par l'observation des nichées facilement repérables en pleine eau.

Les périodes de prospection retenues sont la deuxième quinzaine du mois de février pour le Colvert (nicheur précoce), les mois d'avril et de mai pour les autres espèces, la recherche des nichées se poursuivant au cours du mois de juin.

Devant les difficultés d'accès aux plans d'eau, les recensements sont faits, secteur par secteur, en barque pour la majo-

rité d'entre eux et à pied dans la végétation rivulaire, de façon à provoquer l'envol des couples cantonnés.

L'emplacement et le trajet des couples cantonnés sont cartographiés au cours de plusieurs visites, au nombre de trois par saison comme le conseille TOURNIER (1979) et jusqu'à plus de dix dans certains secteurs.

L'effectif de couples nicheurs est contrôlé, en fin de saison, par le dénombrement des juvéniles et des mâles célibataires (concentrations postnuptiales).

Les résultats offerts par cette méthode souffrent d'une certaine imprécision provenant de :

— l'existence d'un certain nombre d'individus isolés non cantonnés, qu'il est difficile de raccorder à des couples, ou de l'absence de ces derniers au moment du recensement.

— la difficulté de cartographier, dans les zones de forte abondance, les trajets des différents couples cantonnés, avec un risque toujours possible de confusion (densité importante de petits plans d'eau).

— l'étalement dans le temps de la reproduction de l'espèce la plus abondante, le Colvert, qu'une suite de printemps pluvieux a particulièrement perturbée depuis ces cinq dernières années : une première série de pontes au début du mois de mars, une seconde au cours du mois d'avril et une troisième à la fin du mois de juin, probablement constituée par des couvées de remplacement.

Par ailleurs, des lâchers printaniers de jeunes Colverts par les Associations de chasse viennent également fausser les données.

La signification des résultats de ces dénombrements s'exprime ainsi en terme de potentialités ou de productivité du milieu, selon que les données proviennent respectivement du recensement des couples nicheurs ou des nichées.

PEUPLEMENT NICHEUR ET ESTIVAL

1. COMPOSITION GLOBALE

Le peuplement d'oiseaux non passériformes des marais de la Grande Brière Mottière et du Bassin du Brivet comprend : 2 espèces de Podicipédés, 4 d'Ardeidés, 9 d'Anatidés auxquelles s'ajoutent 3 espèces nicheuses sur l'emplacement du parc animalier, 4 de Rapaces, 6 de Rallidés, 7 de limicoles et, enfin, 3 de Laridés.

Une comparaison de ce peuplement avec celui d'un marais analogue comme la Camargue, dans ses secteurs d'eau douce et de prairies humides (BLONDEL et ISENHANN, 1981), met en évidence sa forte diversité spécifique : en effet, si les Podicipédés, les Ardeidés et les Rapaces offrent une richesse qualitative comparable, en revanche, les Laridés, les limicoles et surtout les Anatidés montrent une nette supériorité du nombre d'espèces dans les marais briérons. La position géographique, la diversité et l'intrication des groupements végétaux sont probablement responsables de cette richesse biologique.

2. EFFECTIFS ET RÉPARTITION

Nous avons reporté, dans les tableaux 1 à 7, en fonction du groupement végétal et de son appartenance à un type de végétation, les données qualitatives et quantitatives se rapportant aux oiseaux nicheurs de la Grande Brière Mottière et des marais du Brivet.

ANATIDÉS (Tab. 1)

La dépression briérone est un des rares secteurs, en France où se reproduisent la majorité des canards de surface et plusieurs espèces de canards plongeurs.

□ Le Canard Colvert, dominant, représente environ 70 % de l'effectif total et reflète, en Bretagne, la composition générale du peuplement d'Anatidés (YEATMAN, 1976 ; GUERMEUR et MONNAT, 1980). Cette espèce est susceptible de se reproduire dans l'ensemble des groupements végétaux et même dans les cultures, en marquant une nette prédilection pour la bordure des marais et les formations boisées.

□ La Sarcelle d'été et le Canard Souchet sont les deux espèces subdominantes. La nidification de la Sarcelle d'été est connue depuis fort longtemps, puisque BLANDIN (1864) et DOUAUD (1948) la signalaient déjà sans toutefois préciser ses effectifs ni ses lieux précis de reproduction. Les milieux types de nidification de ces deux espèces, tels que nous avons pu l'observer, sont constitués par des groupements à amphiphytes qui se développent à la périphérie des piardes ou des buttes pâturées, mais surtout sur les prairies faiblement inondées.

□ La Sarcelle d'hiver : sa répartition est nettement plus localisée. Les sites de nidification se situent essentiellement en Brière indivise, dans des milieux à fort recouvrement végétal dont le groupement type est celui de la laiche élevée. Plus épisodiquement, cette espèce niche dans les marais de Languitre-Revin et ceux bordant le canal de la Boulaie.

□ Le Tadorne de Belon est le canard nicheur des prairies à Hygrophytes, en particulier des prairies sub-halophiles, en bordure de la Loire. Sa reproduction dans les marais plus intérieurs de Revin et, au Sud, de Besné est également notée.

L'accroissement des populations de Rats musqués (*Onychomys leucogaster*), de Ragondins (*Myocastor coypus*) ainsi que de Lapin de Garenne (*Oryctolagus cuniculus*), pourrait être un facteur responsable de l'installation de cette espèce dans les terriers inoccupés.

Les marais briérons constituent par ailleurs un site de reproduction pour des espèces dont l'aire habituelle de nidification est, soit plus orientale, soit plus septentrionale. Ainsi :

□ Le Canard Pilet dont la reproduction, en France, est exceptionnelle (YEATMAN, 1976) trouve dans le marais indivis et, en particulier, sur les prairies à hygrophytes des buttes pâturées, un site de nidification propice

□ Le Canard Chepeau s'avère, parmi les espèces nicheuses, une acquisition récente. En effet, sa reproduction, en Bretagne, a été prouvée en 1973 à Grand-lieu (MARION in GUERMEUR et MONNAT (1980) et plus récemment en Grande Brière (1980). Sa nidification a été observée dans la réserve des Grands Charreaux (Grande Brière Mottière) et dans les marais de St. Malo de Guersac. CHEPEAU (in DUPONT et coll., 1983) signale également sa nidification dans les marais de la Boulaie (Pierre de BRAN).

Parmi les canards plongeurs, le Fuligule Milouin, depuis sa nidification constatée en 1965 (CONSTANT, 1970), se

TABLEAU 1

Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses d'Anatidés

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupe végétal	Faciès	Localisation
ANATIDÉS				
Tadorne de Belon <i>Tadorna tadorna</i>	10-20	Hygrophytes	<i>Agrostis</i> sp. Prairies subhalophiles	Bords de Loire : Lavau ; Donges ; St. Malo de Guersac ; Revin ; Sud-Besné
Canard Colvert <i>Anas platyrhynchos</i>	300-400	Ubiquiste	—	Ensemble des Marais du Brivet et de la Grande Brière Mottière
Sarcelle d'hiver <i>Anas crecca</i>	10-15	Hélophytes	Caricaie	Grande Brière Mottière ; Boulaie ; Revin
Sarcelle d'été <i>Anas querquedula</i>	40-50	Amphiphytes et Hygrophytes	Caricaie <i>Glyceria fluitans</i> Prairies à <i>Scirpus</i> sp. Prairies subhalophiles	Grande Brière Mottière, Marais d'Ust ; St. Malo de Guersac ; Boulaie ; Sem ; Besné ; Revin
Canard Chipecu <i>Anas strepera</i>	3-5	Plantes flottantes/ Hélophytes	Bords de Roselières	Grande Brière Mottière (piardes) ; Boulaie
Canard Pilet <i>Anas acuta</i>	1-5	Hygrophytes	<i>Agrostis tenuis</i>	Grande Brière Mottière (Buttes pâturées)
Canard Souchet <i>Anas clypeata</i>	45-50	Amphiphytes et Hygrophytes	Caricaie Prairies à <i>Scirpus</i> sp., Prairies subhalophiles <i>Glyceria fluitans</i>	Grande Brière Mottière (Buttes et piardes) ; St. Malo de Guersac ; Besné ; Boulaie
Fuligule Milouin <i>Aythya ferina</i>	1-5	Hélophytes/ Amphiphytes Amphiphytes	Caricaie, Prairies à <i>Scirpus</i> sp., bords de Roselières	Grande Brière Mottière (piardes)
Fuligule Morillon <i>Aythya fuligula</i>	1-5	Amphiphytes	Prairies à <i>Scirpus</i> sp., <i>Glyceria fluitans</i> (piardes et prairies humides)	Grande Brière

reproduit, avec de faibles effectifs, sur les piardes de la Brière indivise. Le Fuligule Morillon, implanté depuis la fin des années 1960 sur le lac de Grand-lieu (GUERMEUR et MONNAT, 1980), ne s'est reproduit de façon certaine qu'en 1982. Deux couples se sont établis en 1984 et 1985 en Grande

Brière, tandis que deux autres ont niché à l'intérieur du parc animalier. Sur ce même site, la reproduction régulière de l'Oie cendrée (*Anser anser*) depuis 1981 (5 à 6 couples), de celles plus occasionnelles de la Nette rousse (*Netta rufina*), en 1982 et 1983, et du Canard Siffleur (*Anas penelope*) en 1982

(HEDIN, 1985) sont également signalées ; dans la majorité des cas, ces couples sont alors constitués d'oiseaux introduits et sauvages.

La période de reproduction terminée, les Anatidés immatures et adultes se regroupent dans des secteurs privilégiés, sous l'influence de facteurs physiologiques et comportementaux. Ces concentrations post-nuptiales concernent en particulier le Canard Souchet, la Sarcelle d'été et le Canard Colvert. Elles sont généralement observées dès la couvaison, période au cours de laquelle les mâles se rassemblent sur les piarides et les plans d'eau du parc animalier, de la Grande Brière Mottière et du nord de la Boulaie.

Ces phénomènes s'accroissent au cours de la période de mue. La quasi totalité des Sarcelles d'été et des Souchets recherchent alors, dans les grandes roselières proches de l'eau, l'abri nécessaire pour passer cette période.

Les concentrations les plus spectaculaires concernent le Canard Colvert où 5.000 à 6.000 individus dont environ 2.000 oiseaux de lâchers se regroupent principalement dans

les secteurs sud (Trignac) et nord-est de la Grande Brière Mottière ainsi que dans les marais de la Boulaie. Précisons qu'une partie des canards, au nombre de 600 à 700, utilisent un autre secteur de mue dans les zones abandonnées des marais salants de Guérande, à proximité de la Brière.

L'ouverture de la chasse et l'augmentation concomitante de la pression tounstique au mois de juillet provoquent le départ des canards des marais briérons vers l'estuaire de la Loire, le bassin de Guérande et le golfe du Morbihan. Ainsi, 35 à 40 % des effectifs de Colvert stationnés en Grande Brière disparaissent après l'ouverture de la chasse (EYBERT et coll., 1981).

RALLIDÉS (Tab. 2)

Le caractère très discret de la plupart des espèces de ce groupe rend plus délicate l'estimation de leurs densités. Hormis la Marouette poussin (*Porzana parva*), tous les autres

TABLEAU 2
Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses de Rallidés

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupement végétal	Faciès	Localisation
RALLIDÉS				
Râle d'eau <i>Rallus aquaticus</i>	500-1000	Plantes flottantes/ Hélophytes ; Caricaie Hélophytes/ Amphiphytes Hélophytes/ Hygrophytes	Phragmitaie ; Molinie	Ensemble du marais
Marouette ponctuée <i>Porzana porzana</i>	?	Plantes flottantes/ Hélophytes ; Caricaie	Phragmitaie ; Caricaie	Grande Brière Mottière (Chapelle des Marais, St. Joachim) ; Boulaie (Québrite) ; Besné
Marouette de Baillon <i>Porzana pusilla</i>	?	Plantes flottantes/ Hélophytes/ Amphiphytes	Phragmitaie ; Caricaie	Grande Brière Mottière (St. Joachim, Chapelle des Marais) ; Boulaie
Râle des genêts <i>Crex crex</i>	?	Amphiphytes et Hygrophytes	Prairies subhalophiles	Donges ; Lavau ; Trignac ; Revin ; Loncé
Poule d'eau <i>Gallinula chloropus</i>	?	Plantes flottantes/ Hélophytes	—	Périphéries des villages
Foulque macroule <i>Fulica atra</i>	500-800	Plantes flottantes/ Hélophytes	Phragmitaie	Grande Brière Mottière ; Boulaie ; Besné

TABLEAU 3
Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses de Laridés

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupement végétal	Facies	Localisation
LARIDÉS				
Mouette rieuse <i>Larus ridibundus</i>	0-100	Amphiphytes	<i>Glyceria fluitans</i> , Prairies à <i>Scirpus</i> sp.	Rozé ; Revin (Languitre)
Guifette noire <i>Chlidonias niger</i>	110-220	Amphiphytes ; Plantes flottantes/ Hélophytes	<i>Glyceria fluitans</i> Caricaie ; Prairies à <i>Scirpus</i> sp.	Grande Brière Mottière ; Boulaie ; Trignac ; Loncé ; Rozé
Guifette moustac <i>Chlidonias hybrida</i>	10-15	Amphiphytes ; Plantes flottantes/ Hélophytes	<i>Glyceria fluitans</i> , Prairies à <i>Scirpus</i> sp.	Grande Brière Mottière ; Boulaie

Rallidés nicheurs de France sont observés, au printemps, dans les marais briérons.

□ **Le Râle d'eau** : cette espèce, présente toute l'année, se caractérise par d'importantes variations annuelles d'effectifs qui sont sous la dépendance de l'évolution du niveau d'eau et des transformations de la végétation, mais aussi de certaines pratiques locales comme le brûlage.

Commun dans tout le marais de Grande Brière et du bassin du Brivet, le Râle d'eau occupe la caricaie, les zones de molinie et les phragmitaies denses plus ou moins boisées où, dans ces dernières, des estimations de densités réalisées au printemps 1983 ont donné des valeurs proches de 30 couples pour 100 ha. Ce résultat corrobore celui de GEROUDET (1978) qui donne entre 1 et 6 couples par 10 ha dans les grands marécages.

Au cours des mois d'août et de septembre, il n'est pas rare d'observer, en alimentation, des groupes de 15 à 20 râles, en compagnie de la Marouette ponctuée, sur les vasières exondées des piarès.

□ **La Marouette ponctuée** : signalée nicheuse en Brière au début du siècle par MAGAUD D'AUBUSSON (1911), son statut est confirmé par CONSTANT (1970). Le marais briéron constitue d'après CHEPEAU (*in* DUPONT et coll., 1983), un des principaux sites de reproduction de cette espèce dans l'ouest de la France ; toutefois, ses effectifs dont l'estimation n'a pu être précisée, restent actuellement faibles. Cette espèce s'avère, comme la plupart des Rallidés, très influencée par les variations du niveau de l'eau.

Sa distribution, très localisée sur l'ensemble des marais briérons, se limite à la caricaie exondée et aux bordures de piarès et de canaux.

□ **La Marouette de Baillon** : notée occasionnellement, une première fois en Brière en 1932 (GUERMEUR et MONNAT, 1980), sa reproduction est confirmée par CONSTANT (1970). La présence de cette espèce est notée, en particulier,

en saison estivale (mois de juillet et d'août 1980 et 1982) sur le pourtour du marais briéron, dans les secteurs de St. Joachim, de la Chapelle des Marais et de la Boulaie.

□ **Le Râle des genêts** : cette espèce, qui connaît depuis le début du siècle un déclin spectaculaire (GLUTZ et coll., 1973 ; GUERMEUR et MONNAT, 1980), demeure répandue dans le sud-est breton et autour de l'estuaire de la Loire, dans les prairies humides naturelles et de fauche. Sa nidification est notamment signalée à la réserve du Massereau où TESSON et LERAY (1982) rapportent une densité voisine de 5 couples pour 100 hectares.

En période estivale, la coupe des foins contraint les individus à quitter les prairies hautes pour se rassembler dans les roselières périphériques denses.

La présence de ce râle au sud (autour de Trignac, Loncé, Montoir et Revin) et à l'est (Donges, Lavau), classe les marais du bassin versant du Brivet parmi les sites d'intérêt majeur pour la reproduction de cette espèce. Le maintien de l'élevage extensif dans ce secteur est probablement l'une des causes de sa présence.

□ **La Poule d'eau** : commune sur les petits plans d'eau de la Grande Brière et du Bassin du Brivet, cette espèce montre une prédilection pour la végétation rivulaire des canaux et une certaine anthropophilie, en occupant plus particulièrement les canaux ceinturant les îles habitées. Une estimation du nombre de couples cantonnés sur les berges du Brivet, au cours des printemps 1983 et 1984, a montré qu'il existait une abondance moyenne de 7 couples au kilomètre.

□ **La Foulque macroule** : grande consommatrice de végétaux aquatiques (HURTER, 1979 ; ALLOUCHE et TAMISIER, 1984), la population reproductrice se disperse à la fin du mois de mars et au début du mois d'avril dans les roselières bordant les plans d'eau de la Grande Brière, des marais de la Boulaie et de Besné.

Les comptages effectués dans les principales zones de reproduction nous font estimer à 500 couples l'effectif minimum nichant dans les marais briérons, avec un maximum de 800 couples comme ce fut le cas au cours des printemps 1982 et 1983 (HEDIN, 1985).

À la fin de la reproduction et, dès le début de l'été, la population de Foulques se concentre. Des bandes de 40 à 50 individus, constituées par des groupes familiaux ou des oiseaux non-nicheurs, se rassemblent par milliers le long des grands canaux et sur les piardes où elles trouvent une nourriture abondante.

Un éclatement de la population, qui se manifeste par un départ massif des individus hors des marais briérons, s'observe à l'ouverture de la chasse. L'amplitude de ce phénomène dépend des niveaux d'eau qui permettent, à cette période s'ils sont élevés, le maintien d'une partie de la population dans les roselières denses bordant les plans d'eau.

LARIDÉS (Tab. 3)

Peu représenté dans le marais briéron, en période de nidification, ce groupe ne comporte que trois espèces reproductrices dont les Guifettes noires et Moustac, ainsi que la Mouette rieuse.

□ **La Mouette rieuse** : l'installation de cette espèce, autour des années 1960, en Loire atlantique (GUERMEUR et MONNAT, 1980) et plus précisément dans les marais briérons (CONSTANT, 1970), s'est faite avec de petits effectifs. Actuellement, les colonies dont la présence annuelle demeure aléatoire regroupent, en moyenne, une cinquantaine de couples.

Les niveaux d'eau dans les deux prairies humides naturelles de Rozé et de Revin (Languitre), seules prairies colonisées à notre connaissance, conditionnent directement l'installation de cette espèce.

□ **La Guifette noire** : très dépendante du niveau de l'eau et de la végétation, cette espèce occupe, dès la fin du mois de mars, soit les prairies humides naturelles à Glycérie de la Boulaie et surtout du sud de la Brière (Rozé, Trignac), soit les bordures de piardes du marais indivis, lesquelles semblent cependant progressivement délaissées depuis plusieurs années.

La taille de la population nicheuse, très irrégulière au cours des années (2 colonies de 80 couples en 1980 ; 110 couples en 1983), s'établit autour d'une moyenne annuelle de 150 couples. Ceci montre l'importance des marais briérons pour la reproduction de cette espèce dont les effectifs en Bretagne, avaient été estimés entre 60 et 100 couples (GUERMEUR et MONNAT, 1980) : sous-estimation ou croissance de la population ?

□ **La Guifette moustac** : sa reproduction, avec des effectifs variables, a été notée ces dernières années autour de certaines piardes de la Grande Brière et surtout sur les prairies humides du marais de la Boulaie.

LIMICOLES (Tab. 4)

Au printemps, les marais briérons qui accueillent un peu-

plement diversifié de limicoles constituent en outre, pour des espèces comme la Barge à queue noire, le Chevalier combattant et, plus secondairement, le Chevalier gambette, une des rares stations françaises de reproduction.

□ **Le Vanneau huppé** : limicole nicheur le plus abondant des marais briérons, la densité des couples est généralement favorisée par le pâturage extensif (DE JONG, 1977 ; BEINTEMA, 1982). Cependant la population subit une importante diminution d'effectifs depuis ces dix dernières années : en 1975, 1100 à 1300 couples se reproduisent sur les rives nord de la basse Loire (GUERMEUR et MONNAT, 1980) ; en 1979 et 1981, nous avons recensé plus de 400 couples, en 1984, 200 couples (BRET, 1984) et, en 1985, moins de 200 couples.

Cette baisse, qui s'inscrit dans un contexte régional plus large, est accentuée, dans les marais de la Grande Brière en particulier, par la réduction importante de l'élevage sur les buttes et par les conditions météorologiques (pluviosité importante) qui ont prévalu en 1981, 1982 et 1983.

□ **Le Vanneau** qui exige une végétation suffisamment rase pour se reproduire (GEROUDET, 1982), colonise avec une densité maximale les prairies de Trignac, de Loncé, les marais de St. Malo de Guersac, de Revin, du Haut Brivet et, enfin, les buttes pâturées de la Grande Brière Moutière ; les zones marécageuses bordant le Brivet (marais d'Er à l'ouest de Besné, de St. Guillaume près de Ponchâteau) abritent également une petite population.

□ **Le Petit Gravelot** : cette espèce se rencontre occasionnellement sur les buttes et les parties dégagées de la Brière indivise (Butte aux pierres) et dans les marais de Loncé. Bien que se reproduisant en petit nombre, elle montre une faculté d'adaptation aux nouveaux habitats en occupant, par exemple, les remblais pâturés du parc animalier : 1 couple en 1982, de 3 à 5 couples entre 1983 et 1985 (HEDIN, 1985).

□ **La Bécassine des marais** : si les présomptions de nidification sont nombreuses en ce qui concerne cette espèce, les cas de nidification certains sont beaucoup plus rares. Cependant, la Bécassine se reproduit régulièrement mais, comme le signalent CRAMP et SIMMONS (1983), avec des effectifs très variables selon les années. En accord avec les observations de REDDIG (1979) en Allemagne et de GREEN (1982) en Grande-Bretagne, les biotopes de nidification privilégiés de cette espèce se situent dans la carie et sur les prairies de pâture humides (marais autour de St. Lyphard, de la Boulaie à Québrite ainsi que ceux de Revin-Languitre).

Le nombre de couples oscille, en moyenne, autour de 15, et atteint sa plus faible valeur en 1985 (un seul couple observé avec certitude).

□ **La Barge à queue noire** : absente au cours des années 1960 (CONSTANT, 1970), cette espèce, comme la suivante, est réapparue vers 1975 (GUERMEUR et MONNAT, 1980).

Au cours de la période d'étude, entre 1980 et 1985, les effectifs ont fluctué entre 4 et 12 couples, valeurs qui témoignent de la place encore importante des marais du Brivet pour la reproduction d'une espèce qui est considérée comme nicheur rare sur l'ensemble du territoire français. Les marais de la Boulaie, de St. Malo de Guersac, de Loncé et du sud de la Brière indivise, constituent les milieux les plus attractifs

TABLEAU 4

Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses de Limicoles

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupe végétal	Facès	Localisation
LIMICOLES				
Vanneau huppé <i>Vanellus vanellus</i>	200-400	Amphiphytes et Hygrophytes	<i>Agrostis sp.</i> Joncaie	Grande Brière Mottière ; Bassin du haut-Brivet ; Trignac ; Loncé ; Rozé ; Revin
Petit Gravelot <i>Charadrius dubius</i>	5-10	Amphiphytes et Hygrophytes	<i>Agrostis sp.</i> Joncaie	Grande Brière Mottière ; Loncé
Bécassine des marais <i>Capella gallinago</i>	15-20	Hélophytes ; Amphiphytes ; Hygrophytes	Caricaie <i>Agrostis sp.</i>	Boulaie ; Grande Brière Mottière ; Revins
Barge à queue noire <i>Limosa limosa</i>	4-12	Amphiphytes et Hygrophytes	<i>Agrostis sp.</i> Caricaie	Grande Brière Mottière (buttes du sud) ; Boulaie ; St. Malo de Guersac ; Loncé
Chevalier gambette <i>Tringa totanus</i>	10-15	Amphiphytes et Hygrophytes	Caricaie ; Joncaie	Grande Brière Mottière ; St. Malo de Guersac ; Montoir ; Donges
Chevalier combattant <i>Philomachus pugnax</i>	0-5	Amphiphytes et Hygrophytes	<i>Agrostis sp.</i> Joncaie	Boulaie ; Revin ; Sud de la Grande Brière Mottière
Échasse blanche <i>Himantopus himantopus</i>	1-4	Amphiphytes et Hygrophytes	<i>Agrostis sp.</i> ; Joncaie	Trignac, Rozé

□ Le Chevalier combattant : récemment réapparu comme espèce nicheuse (2 nids en 1978 à l'île d'Errand et 1 nid en 1982), ce limicole ne se reproduisait pratiquement plus en France depuis les années 1930 (YEATMAN, 1976).

Le complexe des zones humides constitué par la Brière et les Marais de Donges, Boulaie et Revin, qui était, avant le déclin, un des avant-postes dans l'aire de reproduction plus septentrionale de cette espèce, semble donc être actuellement la seule station française régulièrement occupée (CONSTANT et HEDIN, in DUPONT, 1983 ; ANONYME, 1985). Si l'on excepte 1983, nous avons observé entre 1980 et 1985 des arènes comportant, au plus, jusqu'à 15 mâles et, au moins, 3 mâles (en 1985). Par ailleurs, des accouplements ont été notés en 1984 et 1985.

□ Le Chevalier gambette : ce limicole, qui était autrefois plus abondant sur les buttes de Grande Brière, ne se cantonne plus maintenant que dans les prairies pâturées de St. Malo de Guersac, dans les marais de Donges et sur les prés de Montoir.

□ L'Échasse blanche : de caractère très instable sur les lieux qu'elle occupe en période de modification, cette espèce se reproduit en très petit nombre sur les prairies de Trignac, de Rozé et du parc animalier où 1 couple a niché en 1983.

TABLEAU 5

Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses d'Ardéidés

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupe ment végétal	Faciès	Localisation
ARDÉIDÉS				
Blongios nain <i>Ixobrychus minutus</i>	2-3	Hélophytes	Phragmitaie ; <i>Typha sp.</i>	Grande Brière Mottière
Butor étoilé <i>Botaurus stellaris</i>	35-45	Hélophytes	Phragmitaie ; <i>Typha sp.</i>	Grande Brière Mottière ; Boulaie ; Besné ; Sem
Héron pourpré <i>Ardea purpurea</i>	1-3	Hélophytes	Phragmitaie	Grande Brière Mottière ; Boulaie
Héron cendré <i>Ardea cinerea</i>	100-135	Groupements pré-forestiers dans les Hélophytes	Saulaie	Grande Brière Mottière ; Boulaie ; Sem ; Pontchâteau

ARDÉIDÉS (Tabl. 5)

□ **Le Blongios nain** : très commune autour des années 1960, cette espèce a subi une régression spectaculaire depuis 1970 qui pourrait faire partie des grandes fluctuations observées par de nombreux auteurs (GEROUDET, 1978) ; actuellement il ne niche guère plus de 2 à 3 couples dans les grandes roselières du nord de la Brière indivise.

□ **Le Butor étoilé** : l'estimation réelle du nombre de couples nicheurs reste délicate car, comme le souligne GEROUDET (1978), les cas de mâles non appariés ou de polygamie sont tout à fait probables. Nos dénombrements ont montré que 40 mâles chanteurs cantonnés, en moyenne, pouvaient être localisés sur le secteur d'étude, dont les 4/5 en Brière indivise. Dans les marais du bassin du Brivet, la principale zone fréquentée reste la Boulaie ; quelques chanteurs peuvent être entendus dans les marais de Besné et de Sem, en fonction de la surface occupée par la roselière ; celle-ci, en effet, ne semble pas accueillir d'individus si sa surface reste inférieure à 100 ha.

□ **Le Héron pourpré** : comme dans l'ensemble de la France (GEROUDET, 1978), cette espèce a subi, au cours des trente dernières années, un déclin très important. Durant les années d'étude, seuls 2 à 3 couples, en moyenne, ont niché au nord-ouest de la Brière indivise et en Boulaie, sa nidification étant seulement notée comme probable en 1984 et 1985.

□ **Le Héron cendré** : peu stables dans leur localisation, les colonies de Hérons cendrés semblent cependant bien implantées en Brière. Les deux principales colonies sont établies à faible hauteur sur des bosquets de saules qui se développent

dans la roselière. La plus ancienne, constituée de 50 à 75 nids, se situe en Brière indivise, au nord de la Butte aux Pierres ; la seconde, plus récente, s'est établie au nord-ouest de la Boulaie et comporte environ 50 nids. Au cours de ces dernières années, d'autres colonies, ne regroupant pas plus de 10 nids, se sont implantées au centre de la Brière indivise ainsi que dans les marais de Sem. Il existerait par ailleurs de fortes présomptions de nidification entre Dréffec et Besné. Ces nouvelles acquisitions pourraient provenir de la diminution de la colonie de Lavau, par suite de la mort de la quasi totalité des arbres.

Au cours des mois de juillet, août et parfois septembre, les Hérons cendrés se rassemblent en bandes de 80 à 100 individus dans les secteurs tranquilles du marais indivis (réserve des Grands Charreaux, Butte aux pierres).

PODICIPIDÉS (Tab. 6)

□ **Le Grèbe huppé** : aucune preuve de nidification certaine n'est intervenue entre 1983 et 1985. Il se reproduisait auparavant, quoiqu'en petit nombre, sur les grands plans d'eau du nord-est de la Brière indivise, ainsi que dans les grands trous d'extraction de tourbe du marais de la Boulaie.

□ **Le Grèbe castagneux** : cette espèce peut être classée comme nicheur régulier. On la retrouve dans quelques piardes et plans d'eau du nord de la Brière indivise, irrégulièrement en Boulaie et, sur le cours du Brivet, en aval de Pontchâteau.

TABLEAU 6

Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses de Podicipidés

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupement végétal	Faciès	Localisation
PODICIPIDÉS				
Grèbe huppé <i>Podiceps cristatus</i>	0-2	Plantes flottantes	—	Boulaie ; Grande Brière Mottière
Grèbe castagneux <i>Podiceps ruficollis</i>	3-5	Plantes flottantes	—	Boulaie ; Grande Brière Mottière

RAPACES (Tab. 7)

Si les marais du Brivet jouent, au printemps, un rôle tropique important pour de nombreuses espèces de rapaces, en revanche un nombre réduit de couples s'y reproduit.

□ **Le Hibou des marais** : c'est le seul rapace dit nocturne qui se reproduit en Grande Brière indivise, sur les buttes ou les prairies humides.

□ **Le Busard cendré** : cette espèce niche en petit nombre sur les buttes pâturées du centre de la Brière indivise, ainsi que sur les prairies humides proches de Besné.

□ **Le Busard Saint-Martin** : quelques couples se reproduisent sur les marais briérons, dans les secteurs de Revin, de Loncé et de St. André des Eaux.

□ **Le Busard des roseaux** : c'est la seule espèce de rapace bien représentée dans les marais briérons ; le nombre total de couples est resté relativement stable au cours de la période d'étude et la densité moyenne s'établit autour de 1 à 2 couples pour 300 ha dans les secteurs où les roseières occupent de vastes surfaces.

La répartition moyenne des effectifs dans chacun des marais est la suivante : 20 couples en Grande Brière Mottière, 10 dans les marais de la Boulaie, 8 dans le secteur de Ponchâteau, Besné et Donges, et 3 dans les marais situés en amont de Pontchâteau.

TABLEAU 7

Effectifs et répartition des différentes espèces nicheuses de Rapaces

Espèces	Effectifs nicheurs sur l'ensemble des zones (Nombre de couples)	Groupement végétal	Faciès	Localisation
RAPACES				
Busard des roseaux <i>Circus aeruginosus</i>	50-60	Hélophytes	Phragmitaie dense	Grande Brière Mottière ; marais du bassin du Brivet
Busard St. Martin <i>Circus cyaneus</i>	3-5	Hélophytes	Phragmitaie ; cariçaie	Loncé ; Revin ; St. André des eaux
Busard cendré <i>Circus pygargus</i>	1-5	Hélophytes	Cariçaie	Grande Brière Mottière (Nord-ouest) Besné
Hibou des marais <i>Asio flammeus</i>	3-5	Hygrophytes	<i>Agrostis</i> sp.	Grande Brière Mottière (buttes)

CONCLUSION

La présence et l'intrication des groupements végétaux sur l'ensemble Grande Brière Mottière et marais du bassin du Brivet permet la nidification de 35 espèces d'oiseaux non passériformes.

Le groupement des plantes flottantes est seulement colonisé par 2 espèces de Podicipédés et celui des hélophytes par 7 espèces, appartenant pour l'essentiel aux Rapaces et aux Ardeïdes et qui trouvent là (pour 3 d'entre elles) leur seul biotope de nidification. La caricaie abrite 8 espèces parmi les Rallidés, les Anatidés et les Rapaces, alors que les groupements d'amphiphytes et d'hygrophytes recueillent respectivement 16 et 14 espèces appartenant principalement aux Limicoles, laridés et Anatidés. Les groupements préforestiers enfin ne sont utilisés que par 2 espèces : le Héron cendré et le Canard Colvert.

Ainsi l'ensemble des formations prairiales inondables ou mésophiles, opposé à celui des roselières et caricaie, se caractérise par un peuplement d'oiseaux nicheurs enrichi faunistiquement, en abritant 19 espèces contre 12, et par une grande originalité, en permettant notamment la nidification du Chevalier combattant et de la Barge à queue noire.

Malgré la diversité des groupements végétaux est, en saison de reproduction, un facteur clé de la nidification d'un certain nombre d'espèces qui, soit installent leur territoire de reproduction en hîsère des formations végétales, soit exploitent complémentaiement plusieurs biotopes. Ainsi, la plupart des Rallidés et certains Anatidés (Canard Chipeau, Fuligule Milouin en particulier) se reproduisent, le plus souvent, au niveau des ceintures végétales très irrégulières des plantes flottantes, d'hélophytes et d'amphiphytes, telles qu'elles se rencontrent dans les piardes de la Grande Brière Mottière. En revanche, d'autres espèces se déplacent quotidiennement ou durant certaines phases de la reproduction pour exploiter, à plus ou moins grande distance de leur site de nidification, diverses zones trophiques : ainsi, par exemple, les Rapaces parcourent le marais depuis les formations prairiales jusqu'aux groupements à hélophytes ; les Gilettes s'éloignent des groupements à amphiphytes pour exploiter les canaux et les piardes de la Brière indivise ; les Oies cendrées qui nichent au parc animalier trouvent au niveau des prairies de Rozé et de Revin leurs zones d'alimentation habituelles.

Cette mosaïque de groupements végétaux est également, en période post-nuptiale, un facteur important pour l'estivage d'un certain nombre d'espèces (Anatidés, Foulque macroule, Héron cendré) dont le regroupement est imposé par des contraintes sociales ou d'ordre physiologique. Celle-ci s'effectue notamment au niveau des ceintures d'hélophytes proches des canaux et des piardes, zones plus ou moins tranquilles à fortes potentialités trophiques. De même, les Limicoles en migration (diverses espèces de chevaliers, bécassines ou le Courlis corlieu) et un certain nombre de Rallidés peuvent trouver sur ces zones des conditions de stationnement favorables.

Actuellement, les rôles respectivement joués par les formations prairiales à la périphérie du marais, au sud et à l'est de la Grande Brière Mottière, et les groupements à plantes flottantes et à roselières de la Brière indivise, apparaissent complémentaires : si les premières ont une importance primordiale sur la diversité du peuplement reproducteur, les secondes conditionnent prioritairement le stationnement post-nuptial d'oiseaux d'eau.

La Grande Brière Mottière, dont les potentialités permettaient autrefois de satisfaire les exigences écologiques de ces deux types de peuplements, ne peut plus, de nos jours, y répondre, par suite de l'évolution du milieu due à l'abandon

progressif des pratiques traditionnelles comme l'élevage, la coupe des roselières ou l'exploitation de la tourbe. En effet, le pâturage (environ 6 000 bêtes au début du siècle, actuellement 250) sur les buttes de la Brière indivise permettait le maintien de groupements prairiaux. Par ailleurs, les trous d'extraction de tourbe constituaient une réserve d'eau, suffisante au cours des étés secs et de niveaux d'eau bas, pour les populations de canards et de Foulques. Cet état de fait est actuellement aggravé par le développement d'une pression humaine sur la Brière indivise, favorisée par l'utilisation de barques motorisées. Cette source de dérangement vient même perturber le rôle d'accueil estival de ce marécage, en obligeant certaines espèces, en particulier les Anatidés, à trouver très tôt des remises diurnes plus tranquilles à l'extérieur des zones humides du bassin du Brivet (estuaire de la Loire, Marais salants de Guérande...).

A une période où tant de terres agricoles productives sont abandonnées, il serait aberrant de voir se réaliser le drainage et l'assèchement des marais du Brivet qui, malgré leur équilibre fragile (nidification irrégulière de certaines espèces), restent d'importance internationale pour les oiseaux d'eau.

Il apparaît donc nécessaire que les aménagements hydrauliques, prévus pour les années à venir sur cette zone, conduisent à une amélioration de sa valeur agricole sans perturber de manière sensible une qualité biologique exceptionnelle.

Une gestion saine et rationnelle, prenant en compte les souhaits des divers utilisateurs de ce marais (agriculteurs, chasseurs, pêcheurs, scientifiques...) et permettant de concilier valeur économique, entretien et sauvegarde du milieu naturel, doit être mise en oeuvre rapidement, car elle constitue actuellement le seul gage de préservation et d'enrichissement de ce complexe marécageux du nord de la Loire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1985. — La nidification des Limicoles en France. *O.N.C., note technique*, 94 : 8 pp.
- ALLOUCHE (L.) et TAMISIER (A.), 1985. — Feeding convergence of Gadwall, Coot and the other herbivorous waterfowl species wintering in the Camargue : a preliminary approach. *Wildfowl*, 35 : 135-142.
- BEINTEMA (A. J.), 1982. — Meadows birds in the Netherlands managing wetlands and their birds. *J.W.R.B. Bull.*, 86-93.
- BERNARD (J. Y.), 1986. — Carte botanique des marais du bassin du Brivet. Document P.N.R.B.
- BLANDIN (J.), 1864. — Catalogue des oiseaux observés dans le département de la Loire inférieure. Melinlet Imp., Nantes, 86 pp.
- BLONDEL (J.), 1969. — Méthodes de dénombrement des populations d'oiseaux. *Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Lamotte et Bourlière, Masson éd., Paris : 97-151.
- BLONDEL (J.) et HUC (R.), 1978. — Atlas des oiseaux nicheurs de France et biogéographie écologique. *Alauda*, 46 : 107-129.
- BLONDEL (J.) et ISENMANN (P.), 1981. — Guide des oiseaux de Camargue. Delachaux et Niestlé Eds. Neuchâtel : 344 pp.
- BOQUIEN (Y.), 1948. — Notes ornithologiques sur l'île Dumet, les marais salants du Croisic et la Grande Brière. *Alauda*, XVI : 205-212.
- BORET (P.), 1984. — Opération concentrée «Limicoles nicheurs» en Brière. *G.O.L.A. Bull.* 3 : 33-36.
- CONSTANT (P.), 1970. — Introduction à l'écologie des oiseaux de la Grande Brière. *Nos Oiseaux*, 30 : 241-251.
- CONSTANT (P.), 1972. — L'avifaune de la Grande Brière. *Penn ar Bed*, vol 8, 69 : 296-303.

- CONSTANT (P.), BONNET (P.), EYBERT (M.-C.) et HEDIN (J.), à paraître. — Importance des zones humides de la dépression brièronne pour l'avifaune aquatique. II : hivernage et période pré-nuptiale.
- CRAMP (S.) et SIMMONS (K.E.L.), 1983. — *Waders to gulls. Handbook of the birds of Europe, the middle east and north Africa*. Oxford Univ. Press, London, vol. III.
- DOUAUD (P.J.), 1948. — Notes sur les oiseaux de l'estuaire de la Loire. *Alauda*, XVI : 109-127.
- DOUAUD (P.J.), 1949. — Notes sur les Oiseaux de l'estuaire de la Loire. *Alauda*, XVII-XVIII : 26-46.
- DOUAUD (P.J.), 1954. — Notes sur les oiseaux de l'estuaire de la Loire. *Alauda*, XXII : 120-136.
- DUPONT (P.), 1972. — La végétation du Parc de Brière. *Penn ar bed*, vol. 8, 69 : 282-295.
- DUPONT (P.), 1975. — La conservation du peuplement végétal dans le Parc Naturel Régional de Brière. *Bull. Soc. Ecol. (S.S.N.O.F.)* : 7 pp.
- DUPONT (P.), CONSTANT (P.), CHEPEAU (Y.), HEDIN (J.) et MONTFORT (D.), 1983. — Étude écologique des marais de l'ouest. Les marais de Donges : végétation et avifaune. *Établissement public régional de Poitou-Charentes*. Convention n°81 : 48-80.
- DZUBIN (A.), 1969. — Assessing breeding populations of ducks by ground counts. *Saskatoon Wetlands Seminar. Can. Wildlife Serv. Report Series*, 6 : 187-230.
- EYBERT (M.-C.), CONSTANT (P.), MAHEO (R.), BONNET (P.), 1981. — Anatides de Bretagne méridionale. *Rapport final convention de recherche O.N.C. et Université de Rennes*.
- GEROUDET (P.), 1978. — Grands échassiers, Gallinacés, Râles d'Europe. Delachaux et Niestlé Eds., Neuchâtel, 429 pp.
- GEROUDET (P.), 1982. — Limicoles, Gangas et Pigeons d'Europe. Delachaux et Niestlé Eds., Neuchâtel, 240 pp.
- GLUTZ von BLITZHEIM (U.N.), BAUER (K.), BEZZEL (E.), 1973. — *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*, vol. 5, Frankfurt am Main.
- GREEN (R.E.), 1982. — A study of breeding biology of common snipe (*Capella gallinago*) on lowland water meadows in Cambridgeshire, England. *I.W.R.B. Bull. newsletter*, 8 : 8-9.
- GUERMEUR (Y.) et MONNAT (J.Y.), 1980. — Histoire et géographie des oiseaux nicheurs de Bretagne. Imp. moderne, Aurillac : 240 pp.
- HEDIN (J.), 1985. — Étude de la dynamique du peuplement ornithologique associé à l'aménagement d'un parc animalier dans les marais briérons. *Thèse 3e c. Univ. Rennes* : 159 pp.
- HEMERY (F.), HOUSTA (P.), NICOLAU-GUILLAUMET (P.) et ROUX (F.), 1979. — Distribution géographique, importance et évolution numériques des effectifs d'Anatidés et de Foulques hivernant en France (janvier 1967 à 1976). *Bull. Mens. O.N.C. n° spécial Sc. Techn.* : 5-91.
- HURTER (H.A.), 1979. — Nahrungsökologie des Blassihuhns *Fulica atra* an den Überwinterungsgewässern im nördlichen Alpenvorland. *Orn. Beob.*, 76 : 257-288.
- JONG (De), (J.), 1977. — Experiences with the man-made meadow sud reserve Kievitslanden en Flevoland (The Netherlands). *Biol. Conserv.*, 12 : 13-31.
- MAGAUD D'AUBUSSON (L.), 1911. — Excursions ornithologiques sur les côtes de Bretagne. *Bull. Soc. Nat. Acclim.*, 58 : 717-725 et 753-763.
- MAHEO (R.), 1971. — Le stationnement hivernal des Anatidés dans le golfe du Morbihan (Bretagne méridionale), saisons 1960-1961 à 1969-1970. *Orn. Rev. Fr. Ornith.*, 41 : 11-40.
- POUGH (R.H.), 1950. — Comment faire un recensement d'oiseaux nicheurs ? *Terre et Vie*, 97 : 203-217.
- REDDIG (E.), 1979. — Beitrag zur Brutbiologie der Bekassine (*Capella gallinago gallinago* L.). *Ornithol. Mitt.*, 31 (3) : 60-64.
- ROZE (F.), CLÉMENT (B.) et TOUFFET (J.), 1980. — Notice explicative de la carte des groupements végétaux de Brière. Conv. Univ. Rennes et P.N.R.B., 19 pp.
- TESSON (J.L.) et LERAY (G.), 1983. — La réserve de chasse du Massereau (Loire atlantique). *Bull. Mens. O.N.C.*, 58 : 12-22.
- TOURNIER (H.), 1979. — Productivité des étangs continentaux en Anatidés. Principes de gestion. *Bull. Mens. O.N.C.*, n° spécial Sc. et Tech. : 109-135.
- YEATMAN (L.), 1976. — Atlas des oiseaux nicheurs de France. *Ministère de la Qualité de la Vie. Environnement*, Paris : 282 pp.
- YESOU (P.) et TROLLIET (B.), 1983. — Anatidés et zones humides de France métropolitaine. *Bull. Mens. O.N.C.*, n° spécial Sc. et Tech. : 3-15.

INFLUENCES DE L'UPWELLING NORD MAURITANIEEN SUR LES FLUCTUATIONS QUANTITATIVES DU PLANCTON A L'ENTRÉE DE LA BAIE DU LÉVRIER*

par Josette SEVRIN-REYSSAC

Laboratoire d'Ichtyologie générale et appliquée
Muséum national d'Histoire naturelle, 43, rue Cuvier — 75231 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Phytoplancton - Zooplancton - Baie du Lévrier
- Mauritanie.

KEY-WORDS : Phytoplankton - Zooplankton - Baie du Lévrier
- Mauritania.

RÉSUMÉ (Travail original)

En avril 1983, trois séries de récoltes de phytoplancton et de zooplancton effectuées à l'entrée de la baie du Lévrier ont permis de suivre l'évolution quantitative et qualitative des organismes dans une zone de contact entre deux milieux très différents : eaux chaudes très salées à l'intérieur de la baie, eaux froides d'upwelling dans les parages du cap Blanc.

Le nombre des cellules phytoplanctoniques diminue très rapidement de l'intérieur vers l'extérieur de la baie, à mesure qu'on se rapproche du point d'affleurement : 1 à 2 millions de cellules l^{-1} dans la baie, moins de 350 000 cellules l^{-1} au sud du cap Blanc. Cette différence quantitative s'accompagne de profondes modifications qualitatives. Les cellules sont de petite taille (flagellés nus) dans les eaux d'upwelling ; elles sont plus grandes dans la baie (nombreuses espèces de *Chaetoceros*).

Le zooplancton a surtout été composé d'œufs de poissons et de larves de crustacés, les chaetognathes devenant surtout abondants à l'extérieur de la baie.

SUMMARY (Original scientific paper)

Influences of the north mauritanian upwelling on the quantitative variations of plankton in the entrance of the «baie du Lévrier»

Three series of catches of phytoplankton were performed at five stations in the entrance of the «baie du Lévrier». This area is characterized by warm and very salted waters in the bay itself and cold upwelling waters outside, in the cap Blanc area.

The number of phytoplankton cells decreased from inside to outside the bay : 1-2 millions cells l^{-1} in the bay, less than 350 000 in the south of cap Blanc. Important differences were observed in the structure of the populations : small sized cells (naked flagellates) were chiefly present in upwelling waters, taller cells in the bay itself with several species of *Chaetoceros*.

Zooplankton mainly consisted of eggs of fishes and larvae of crustaceans. Outside the bay, chaetognaths were much more abundant.

INTRODUCTION

L'entrée de la baie du Lévrier constitue une zone de contact entre deux régions à l'hydroclimat fondamentalement différent : eaux chaudes très salées à l'intérieur de la baie, eaux d'upwelling plus froides et moins salées au sud du cap Blanc.

Très en retrait des influences du large, cette baie apparaît comme un biotope isolé où se sont développées, surtout dans la zone la plus interne, des conditions tropicales qui l'individualisent fortement de la zone océanique adjacente à laquelle des upwellings presque permanents confèrent un climat nettement tempéré. Ce contraste a été maintes fois souligné tant sur le plan hydrologique que sur celui de la répartition des organismes planctoniques (REYSSAC, 1973, 1975 a-b, 1977).

Les résultats exposés ici concernent la zone de contact, ou plutôt la zone de transition, qui sépare ces deux types de milieux. Elle se situe dans la partie sud-ouest de la baie, le long du cap Blanc, c'est-à-dire là où les échanges avec l'extérieur sont les plus actifs.

Alors que nos précédentes récoltes dans ce secteur avaient été effectuées à deux stations seulement, l'une au niveau de Nouadhibou, l'autre à 6 milles au sud du cap Blanc, nous avons multiplié le nombre des stations en avril 1983 afin de pouvoir donner une image plus précise de la variation spatiale du phytoplancton et du zooplancton au niveau de cette zone de transition.

Cadre hydrologique général de la baie du Lévrier

La Mauritanie se situe dans la zone d'oscillation du front des eaux chaudes, l'isotherme de 20°C remontant, pendant l'été, jusqu'au cap Blanc (BERRIT, 1961). A ce niveau, le régime hydrologique est caractérisé par un upwelling qui se manifeste plus ou moins activement tout au long de l'année. Ce phénomène, très côtier, se fait sentir dans les parages du cap Blanc mais aussi à l'intérieur de la baie du

* Reçu le 24.9.86, accepté le 12.12.86.

Lévrier, surtout dans le sud-ouest où existe un chenal profond de 15 à 20 m qui canalise la plus grande partie de l'onde de flot (Fig. 1). L'extrémité nord de ce chenal se trouve à la hauteur de Nouadhibou.

TIXERANT (1966), MAIGRET (1972) et REYSSAC (1977) ont souligné la grande hétérogénéité hydrologique de la baie du Lévrier. On y rencontre en effet :

- les eaux froides du courant des Canaries, présentes surtout de décembre à février au voisinage du cap Blanc,
- les eaux d'upwelling qui occupent principalement la partie sud-ouest de la baie, jusqu'au niveau de Nouadhibou environ,
- les eaux guinéennes chaudes qui remontent pendant l'été jusqu'au cap Blanc,
- les eaux de réchauffement côtier formées dans les secteurs les moins profonds de la baie : le nord (baie de l'Archimède) et toute la partie orientale qui est une immense zone plate submergée.

Dans l'est et le nord de la baie, le réchauffement côtier est toujours prépondérant ; l'hydroclimat présente une nette affinité tropicale. La différence de température peut atteindre 5°C avec la région du cap Blanc (REYSSAC, 1973). Le contraire existe aussi pour la salinité qui est de 36,6 à 37 ‰ dans les parties les plus en retrait des influences océaniques alors qu'elle reste voisine de 36 ‰ à la pointe du cap Blanc.

Conditions hydrologiques dans la zone de transition en avril 1983

Les observations réalisées en cinq stations (Fig. 1) portent sur une zone caractérisée par une très forte instabilité hydrologique : influence d'upwellings dont l'intensité varie avec la saison, violents courants de marée (jusqu'à 3 nœuds au jasant), mélanges verticaux particulièrement favorisés pendant le flot car le courant de marée et le vent (de secteur nord dominant) sont en sens contraire.

L'extension des eaux froides dans la baie dépendant de l'état de la marée et de la force de l'upwelling, les conditions du milieu sont très variables dans l'espace et le temps. Comme les alizés sont généralement assez forts au mois d'avril, les affleurements sont actifs pendant cette période.

Notre première série de récoltes, le 11 avril, se situe cependant à une époque peu ventilée marquée par une certaine stabilité hydrologique. Les températures et les salinités sont assez homogènes dans tout le secteur : de 18°C à la station Bayadère à 18,8°C à la station Gazelle (Fig. 1), les salinités étant partout voisines de 36,5 ‰. Cette homogénéité se retrouve aussi, en chaque point, entre la surface et le niveau 10 m.

Le 19 avril, lors de la deuxième série de récoltes, un vent très fort entraîne le rétablissement de l'upwelling. La baisse des températures est générale mais elle est surtout accentuée à partir de la pointe du cap Blanc (16,5-17°C) de sorte que l'écart thermique s'amplifie entre les points Gazelle et Bayadère (1,30°C). La couche d'eau reste cependant homogène verticalement, la différence entre la surface et le niveau 10 m étant toujours inférieure à 0,5°C.

Le vent est encore violent (≥ 20 nœuds) lors de la troisième série de récoltes, le 24 avril. Le refroidissement s'accroît et se fait davantage sentir à l'intérieur de la baie : 1°C de moins que le 19 avril dans la baie de Cansado. C'est entre cette dernière et la station Gazelle que l'écart thermique est devenu le plus grand (1,40°C). Cette situation s'accompagne d'une baisse des salinités, surtout au sud du cap Blanc (36 ‰).

Au cours de ce mois d'avril, on passe donc d'une période calme marquée par une certaine stabilité hydrologique, à une situation plus turbulente avec installation d'un upwelling dont l'influence s'intensifie et s'étend à l'intérieur même de la baie.

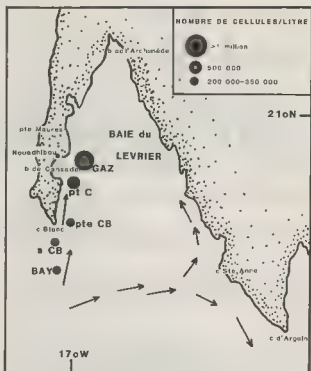


FIG. 1. — Position des 5 stations étudiées en avril 1983 à l'entrée de la baie du Lévrier. Désignation des stations : GAZ = Gazelle, pt C = point Central, pt CB = pointe du cap Blanc, s CB = sud du cap Blanc, BAY = Bayadère.

Les résultats des comptages de cellules phytoplanctoniques à chaque station représentent la moyenne des 3 prélèvements effectués en surface.

Les flèches indiquent l'orientation des courants de marée au moment du flot.

L'épaisseur de la couche euphotique augmente de l'intérieur vers l'extérieur de la baie. Elle passe de 5 m à 7 m (sud du cap Blanc) pour atteindre près de 12 m à Bayadère. Cette différence résulte, comme nous allons le voir, d'une importante diminution de la densité du phytoplancton.

Répartition du phytoplancton dans la zone de transition

Les résultats précédemment obtenus dans la baie du Lévrier montrent que, tout au long de l'année, la région la plus riche est celle comprise entre Nouadhibou et le fond de la baie ; c'est-à-dire la partie la plus interne (REYSSAC, 1973, 1975, 1977). A la saison la plus favorable, les effectifs dépassent souvent 4 millions de cellules l⁻¹, les concentrations en chlorophylle a pouvant atteindre 10 mg m⁻³. Ce secteur apparaît comme un des plus riches de l'Atlantique africain (REYSSAC, 1978).

En revanche, dans la partie sud de la baie et surtout à l'extérieur, le phytoplancton était plus clairsemé : 2 à 3 millions de cellules l⁻¹ à Gazelle, moins de 0,5 million à Bayadère. A cette dernière station, la chlorophylle a était 3 à 4 fois moins abondante que dans la baie. Au sud du cap Blanc, on trouve la majeure partie de l'année des eaux «jeunes» nouvellement arrivées en surface (REYSSAC, 1977). Or, c'est un fait très souvent constaté, et notamment en Mauritanie (MARGALEF, 1971; REYSSAC, 1974), que ces eaux, riches en éléments nutritifs, contiennent un phytoplancton assez

clairsemé, un certain laps de temps étant nécessaire à la prolifération des cellules. Les populations les plus abondantes se trouvent donc, non au point de l'émergence, mais à sa périphérie.

Les résultats qualitatifs et quantitatifs obtenus en chaque point étudié dans la zone de transition traduisent des différences assez faibles entre la surface et le niveau 10 m, situation due à l'important brassage et aux mouvements verticaux déjà évoqués.

En revanche, il apparaît une forte hétérogénéité horizontale, à la fois dans l'espace et dans le temps.

Sur le plan quantitatif, le fait le plus frappant est la diminution très rapide du nombre de cellules de l'intérieur vers l'extérieur de la baie.

Au point Gazelle, le phytoplancton est resté très abondant (1 à 2 millions de cellules l^{-1}), surtout le 24 avril avec l'intensification de l'upwelling. On est ici dans la zone périphérique du phénomène fertilisateur à partir de laquelle les eaux ont une haute productivité. Dans la baie de Cansado (point Central), le phytoplancton a été près de 3 fois moins abondant; à la pointe du cap Blanc il l'est 5 fois moins. Dans les eaux d'upwelling jeunes que l'on rencontre dans ces parages jusqu'à Bayadère, les effectifs sont plus clairsemés (200.000 à 350.000 cellules l^{-1}). Ce caractère clairsemé s'accroît le 24 avril avec l'intensification de l'upwelling (≈ 150.000 cellules l^{-1}). A cette date, l'importance des effectifs ne représente plus que le quart de ce qu'elle était le 11 avril alors que le mouvement ascendant se faisait très peu sentir.

Des variations du même type s'observent dans la baie de Cansado où un phytoplancton moins abondant (300.000 cellules l^{-1}) apparaît le 24 avril alors que cette baie est envahie par les eaux froides, le maximum se situant, ici encore, le 11 avril (730.000 cellules l^{-1}) dans des eaux d'upwelling vieillies.

La répartition du phytoplancton dans cette zone de transition est aussi marquée par de fortes modifications sur le plan qualitatif.

Comme c'est généralement le cas dans les eaux jeunes, on trouve une forte proportion de cellules de petite taille (flagellés nus) dans toute la zone comprise entre la pointe du cap Blanc et Bayadère. En moyenne, la proportion de ces organismes dépasse 40 % de l'effectif total. Cette proportion devient plus faible dans la baie (de l'ordre de 25 %) au bénéfice de spécimens de plus grande taille (nombreuses espèces de *Chaetoceros*).

La diminution des flagellés (exception faite des coccolithophoridés) de l'extérieur vers l'intérieur de la baie va de pair avec celle d'une diatomée caractéristique de l'upwelling du cap Blanc : *Thalassiosira rotula* Meunier.

Cette espèce est très liée aux eaux froides d'affleurement comme l'a montré une étude statistique (REYSSAC et ROUX, 1975). Alors qu'elle représente de 7 à 13 % du nombre total de cellules dans les eaux du cap Blanc, elle atteint seulement 3,4 % dans la baie de Cansado et 1,3 % à Gazelle.

Les organismes dont le nombre augmente en allant vers l'intérieur de la baie sont les coccolithophoridés ainsi que les diatomées centrales avec tout particulièrement les *Chaetoceros*.

Le caractère thermophile des coccolithophoridés peut, semble-t-il, expliquer leur plus forte proportion dans la baie (10 à 12 % et même plus de 20 % dans quelques récoltes) qu'à l'extérieur (6,7 % en moyenne).

Pour les *Chaetoceros*, la différence est très importante : moins de 5 % à partir de la pointe du cap Blanc, 23 % dans la baie de Cansado et jusqu'à 50 % à Gazelle.

Il faut enfin signaler le rôle joué par les petites diatomées

pennées d'origine benthique. Elles sont abondantes dans le voisinage immédiat du cap Blanc. De part et d'autre de la pointe du cap Blanc où leur proportion moyenne était de 23,5 %, leur importance relative diminue : 9,2 % à Bayadère et 5,6 % à Gazelle.

Cette proportion élevée de diatomées pennées est à relier en grande partie à la manifestation de courants ascendants comme cela a été observé aussi dans un autre upwelling très côtier, celui du cabo Frio, au Brésil (VALENTIN et coll., 1977).

Au sud du cap Blanc, l'abondance des diatomées pennées a augmenté, au cours du mois d'avril 1983, à mesure que l'upwelling s'intensifiait. Elle est passée de 6,4 % à 13,8 % puis à 73 %.

A mesure qu'on s'éloigne du point d'affleurement, on constate donc une augmentation de la quantité de phytoplancton. Elle est encore plus nette si on prend en considération non seulement le nombre des cellules mais aussi la dimension des principales espèces composant la communauté. C'est surtout à partir de la baie de Cansado que le phytoplancton change sur le plan spécifique.

Si on considère la flore planctonique sur le plan biogéographique, on constate qu'elle est surtout composée de spécimens cosmopolites comme c'est en général le cas dans les secteurs intéressés par des affleurements. Nos prélèvements du mois d'avril se situent à une période pendant laquelle les eaux chaudes guinéennes ne sont pas présentes. C'est aussi la saison où les upwellings sont les plus intenses. Il n'est donc pas surprenant que les espèces thermophiles aient été rares. Même à la station Gazelle, elles ne dépassaient pas 3 % des effectifs.

Parmi les éléments du microplancton qui sont ici presque exclusivement des diatomées, on rencontre un grand nombre d'espèces largement répandues dans l'Atlantique tempéré : *Chaetoceros curvisetus* Cleve, *Chaetoceros torulosus* Gran, *Schroederella delicatula* (H. Pér.) Pavillard, *Rhizosolenia imbricata* Brightwell, *Rhizosolenia setigera* Brightwell, *Rhizosolenia stouteri* H. Pér., *Eucampia zodiacus* Ehrenberg, *Coscinodiscus excentricus* Ehrenberg.

Cette flore contraste fortement avec celle qui peuple les eaux de réchauffement côtier dans le nord de la baie. REYSSAC (1977) signale ici la présence de nombreuses espèces reconnues comme thermophiles. Elles peuvent même atteindre 40 % des effectifs dans certaines récoltes de la baie de l'Archimède.

Répartition du zooplancton dans la zone de transition

Les travaux relatifs au zooplancton dans la baie du Lévrier sont encore rares ou très partiels (MAIGRET, 1972; REYSSAC, 1975 a; ANDRONOV et MAIGRET, 1979; SEVRIN-REYSSAC et BARROS, 1983). Ou bien ils sont limités aux espèces d'un seul groupe zoologique (chaetognathes), ou bien ils portent sur une période trop courte. D'autre part, la diversité des méthodes de pêche utilisées ne rend pas possible une comparaison des résultats obtenus. Ces données peuvent constituer une première approche de l'étude du zooplancton (surtout en ce qui concerne les larves de poissons et de crustacés) mais elles ne permettent pas encore de définir le rôle joué par la baie dans l'écosystème côtier de cette région.

Les résultats concourent cependant à montrer que la baie est particulièrement riche en copépodes et en larves de crustacés, c'est-à-dire en organismes de taille relativement réduite alors que les chaetognathes, peu représentés dans la baie, deviennent très fréquents à partir de la pointe du cap Blanc (MAIGRET, 1972; REYSSAC, 1975 a; SEVRIN-REYSSAC et BARROS, 1983).

Les trois séries de récoltes, en avril 1983, ont été simultanées à celles du phytoplancton. Le volume total des organismes prélevés en surface (filet de 1 m d'ouverture et de 4 m de long traîné 10 mn) a été mesuré par la méthode des déplacements de volumes. Il est généralement peu important en raison de la dominance d'éléments de petite taille : oeufs de poissons et larves de crustacés, quelques larves de poissons étant aussi présentes. C'est la pullulation des Chaetognathes, dans certaines pêches, qui entraîne une augmentation de la biomasse. A la station Gazelle, par exemple, le volume du zooplancton est passé de 7 ml le 11 avril (très nombreux oeufs de poissons) à 29 ml le 19 avril, moment où prolifère *Sagitta friderici* Ritter-Zahony (1.100 individus). Dans la baie de Cansado où abondent aussi les oeufs de poissons et les larves de crustacés, le volume de plancton le plus important correspond à la pêche du 19 avril qui est la plus riche en chaetognathes.

C'est à partir de la pointe du cap Blanc que ces organismes deviennent très abondants. Peu fréquents à la station Gazelle et dans la baie de Cansado, malgré une augmentation notable des effectifs le 19 avril, ils pullulent à partir de la pointe du cap Blanc (Fig. 2). Ceci entraîne une augmentation du volume total du zooplancton, notamment le 19 avril (80 ml, avec 25.000 chaetognathes). Ces résultats confirment nos observations antérieures à savoir que les chaetognathes ne trouvent pas des conditions favorables dans la baie du Lévrier, l'entrée de cette dernière constituant pour eux une sorte de barrière. Les fortes salinités de la baie jouent vraisemblablement un rôle défavorable sur ces organismes. Pour *S. friderici*, FURNESTIN (1957) montre, dans les eaux marocaines, une diminution très nette des effectifs pour des salinités supérieures à 36,2 ‰.

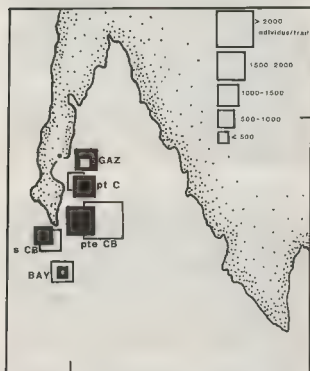


FIG. 2. — Répartition quantitative des larves de crustacés (carrés noirs) et des Chaetognathes (carrés blancs) en avril 1983 à l'entrée de la baie du Lévrier. Moyennes calculées à partir des 3 pêches effectuées à chaque station. Pour la désignation de ces dernières, se reporter à la figure 1.

Tous les chaetognathes trouvés en avril 1983 appartiennent à cette espèce, mais on sait, d'après les résultats antérieurs (REYSSAC, 1975 a) que d'autres espèces peuvent peupler les eaux du cap Blanc : qu'il s'agisse de formes semi-côtières (*Sagitta minima* Grassi) ou franchement océaniques (*Sagitta tasmanica* Thomson). Ces espèces n'ont jamais été rencontrées à l'intérieur même de la baie.

Bien que l'abondance des larves de crustacés soit très fluctuante dans l'espace et le temps au niveau de cette zone de transition, on peut affirmer cependant qu'elle a été très riche en avril 1983. C'est à la station Bayadère que les quantités récoltées étaient les plus faibles (Fig. 2).

Les oeufs de poissons sont aussi très abondants à chaque station, même à celles où les chaetognathes (organismes carnivores qui en consomment de grandes quantités) constituent une population importante.

Dans tout le secteur, il a été trouvé des larves de poissons, ce qui ne peut surprendre car nos récoltes ont eu lieu précisément à la période de reproduction. Pour confirmer le rôle de la baie du Lévrier comme centre de reproduction, il faudrait toutefois disposer d'un plus grand nombre de récoltes portant sur une année entière.

S'il est bien net que les chaetognathes sont plus abondants en dehors de la baie, dès la pointe du cap Blanc, les larves de crustacés, en revanche, ont été trois fois plus abondantes dans la baie qu'à l'extérieur.

Quant aux oeufs et larves de poissons, les différences quantitatives entre l'extérieur et l'intérieur de la baie sont peu significatives (Tableau I).

TABLEAU I

Composition du zooplancton à l'intérieur et à l'extérieur de la baie du Lévrier en avril 1983. Nombre moyen d'organismes par pêche

	Intérieur de la baie (Gazelle, point Central)	Entrée et extérieur de la baie (pte cap Blanc, sud cap Blanc, Bayadère)
Chaetognathes	623	4494
Larves crustacés	2561	881
Oeufs poissons	5645	4800
Larves poissons	108	385

Ces résultats sont probablement très variables suivant la saison. L'habitat et la période de reproduction des différentes espèces de poissons ou de crustacés conditionnent évidemment la quantité d'oeufs ou de larves que l'on peut rencontrer dans la baie ou le secteur océanique adjacent.

CONCLUSION

Les récoltes de phytoplancton et de zooplancton effectuées en avril 1983 se situent dans le secteur de la baie du Lévrier où a lieu le plus d'échanges avec l'extérieur. Un chenal qui longe le bord interne du cap Blanc jusque dans les parages de Nouadhibou favorise ces échanges et permet notamment aux eaux d'affluement, que l'on trouve au sud du cap Blanc, de

pénétrer dans la baie qu'elles enrichissent en éléments nutritifs.

En avril 1983, la zone de transition ici étudiée a été, en grande partie, influencée par ces eaux d'upwelling jeunes. Pour le phytoplancton, un fort contraste apparaît ainsi entre l'extérieur et l'intérieur de la baie. Les eaux sont de moins en moins chargées en cellules à mesure qu'on s'approche du point d'affleurement. C'est à partir de la baie de Cansado que les populations deviennent très abondantes. Elles se composent alors d'une forte proportion de diatomées de grande taille dont la présence traduit un système plus mûr.

Les eaux d'upwelling jeunes, au sud du cap Blanc, sont au contraire colonisées par des éléments très petits.

S'il a été confirmé que les eaux de la baie ne sont pas favorables aux chaetognathes, même le long de la bordure orientale du cap Blanc pourtant très influencée par les eaux extérieures, cette zone s'est révélée très riche en larves de crustacés et en oeufs de poissons.

Nous ne connaissons, à ce jour, que quelques aspects de la répartition du zooplancton non seulement dans la zone de transition mais dans toute la baie du Lévrier. Pour mieux la faire connaître, il serait nécessaire d'effectuer des pêches à des saisons différentes.

Il est souhaitable que l'intérêt économique et biogéographique de cette région, ainsi que la diversité des milieux qu'on y trouve, suscite des recherches futures.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRONOV (V.) et MAIGRET (J.), 1979. — Composition et distribution du zooplancton sur les côtes de Mauritanie. *Bull. Centre nat. Rech. Océanogr. Pêches*, Nouadhibou, Rép. islam. Mauritanie, 7-8, 65-86.
- BERRIT (G.R.), 1961. — Contribution à la connaissance des variations saisonnières dans le golfe de Guinée. Observations de surface le long des lignes de navigation. Première partie. Généralités. *Cah. océanogr. CCOEC*, 8 (10) : 715-727.
- FURNESTIN (M.L.), 1957. — Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 21 (1-2), 1-356.
- MAIGRET (J.), 1972. — Campagne expérimentale de pêche des sardinelles et autres espèces pélagiques - juillet 1970 - octobre 1971. I. Observations concernant l'océanographie et la biologie des espèces. Rép. islam. Mauritanie, Minist. Pêches et Mar. march., Lab. Pêches Nouadhibou, S.C.E.T., intern., 1-148.
- MARGALEF (R.), 1971. — Una campaña oceanográfica del «Corvide de Saavedra» en la región de afloramiento del noroeste africano. *Inv. Pesq.*, 35 (supl.), 1-39.
- POSTEL (E.), 1963. — Hydrologie et biogéographie marine dans l'Ouest africain. O.U.A., Comm. sci. tech. et de la Rech., Dakar, I.F.A.N., 13-16.
- REYSSAC (J.), 1972. — Premières observations sur le cycle annuel des Diatomées et Dinoflagellés dans la baie du Lévrier (Mauritanie). *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 34 (2), 278-291.
- REYSSAC (J.), 1973. — Aspect quantitatif du phytoplancton de la baie du Lévrier (Mauritanie). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3ème sér., 4, Ecologie générale 5, 101-112.
- REYSSAC (J.), 1974. — Observations sur le phytoplancton et la production primaire de la région du banc d'Arguin (Mauritanie) en avril et en mai 1972. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 36 (1), 51-61.
- REYSSAC (J.), 1975 a. — Répartition des Chaetognathes sur les côtes de Mauritanie et du Sahara espagnol. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3ème sér., 347, Ecologie générale 28, 85-96.
- REYSSAC (J.), 1975 b. — Evolution quantitative du phytoplancton de la baie du Lévrier de septembre à novembre 1973. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3ème sér., 328, Ecologie générale 26, 69-79.
- REYSSAC (J.), 1977. — Hydrologie, phytoplancton et production primaire de la baie du Lévrier et du banc d'Arguin. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 39 (3), 487-554.
- REYSSAC (J.), 1978. — Principales caractéristiques du phytoplancton marin dans les différentes provinces biogéographiques de l'Atlantique africain. *Vie et Milieu*, 28-29 (3), Sér. AB : 353-370.
- REYSSAC (J.) et ROUX (M.), 1975. — Etude statistique de l'hétérogénéité hydrologique et phytoplanctonique de la baie du Lévrier. *Ann. Inst. Océanogr.*, 51 (1), 43-49.
- SEVRIN-REYSSAC (J.), 1980. — Chlorophylle a et production primaire dans les eaux de la baie du Lévrier et du parc national du banc d'Arguin. *Bull. Centre nat. Rech. Océanogr. Pêches*, Nouadhibou, Rép. islam. Mauritanie, 9 (1), 56-65.
- SEVRIN-REYSSAC (J.), 1982. — Etude comparée de quelques secteurs côtiers du littoral mauritanien. *Bull. I.F.A.N.*, sér. A, 44 (1-2), 39-56.
- SEVRIN-REYSSAC (J.) et BARROS (T.), 1983. — Chaetognathes de la côte ouest africaine entre Agadir (Maroc) et Nouakchott (Mauritanie). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4ème sér., sect. A (2), 457-468.
- TIEXERANT (G.), 1966. — Régime hydrologique de la baie du Lévrier. *Doc. Lab. Pêches Nouadhibou*, Rép. islam. Mauritanie.
- VALENTIN (J.), BARTH (R.), CARIS (M.E.), MACEIDO SAIDAH (F.E.), MONTEIRO RIBAS (W.), MUREB (M.A.), PES-SOTTI (E.) et TENENBAUM (D.R.), 1977. — Evolução das características biológicas nas águas da ressurgência de cabo Frio (Brasil) durante um fundeio de 4 dias na estação fixa. *Publ. Inst. Pesq. marinha*, Minist. marinha, Rio de Janeiro, 103, 1-7.

L'ACTIVITÉ CELLULASIQUE DANS LE TUBE DIGESTIF D'*EISENIA FETIDA ANDREI* Bouché. APPLICATIONS A LA BIODÉGRADATION DE DÉCHETS ORGANIQUES*

par Michelle LOQUET et Marthe VINCESLAS

Laboratoire de Botanique - Écologie, Faculté des Sciences et Techniques de Rouen
BP 67 - 76130 MONT SAINT AIGNAN (France)

MOTS-CLÉS : Activité cellulosique - Microorganismes - Tube digestif - *Eisenia fetida andrei* Bouché (Lumbricidae) - Déchets.

KEY-WORDS : Cellulasic activity - Microorganisms - Guts - *Eisenia fetida andrei* Bouché (Lumbricidae) - Wastes.

RÉSUMÉ (Travail original)

L'activité cellulosique libre du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei*, a été évaluée dans différentes conditions d'élevage (conditions stériles, sur fumier, ordures ménagères, déchets lignocellulosiques, boues de papeteries) en dosant les sucres réducteurs produits à partir de carboxyméthylcellulose et de papier filtre.

Quelles que soient les conditions d'élevage une activité cellulosique est observée même chez les vers désinfectés et gardés en conditions stériles. Le système enzymatique complet d'hydrolyse de la cellulose est présent dans le tube digestif. Les différentes régions (jabot, gésier, intestin antérieur, moyen et postérieur) contiennent des cellulases à l'exception du pharynx.

Bien que la paroi présente toujours une activité cellulosique mesurable, on ne peut présumer de l'origine tissulaire et/ou microbienne des enzymes.

En effet de nombreuses bactéries cellulolytiques ont pu être isolées à partir du contenu du tube digestif, qui sont actives sur cellulose-azur. Elles produisent des sucres réducteurs en 3 heures, durée du transit intestinal. Par ailleurs deux groupes d'*Eisenia fetida* avec ou sans cités astomes ont montré une activité cellulosique semblable. L'activité présente dans le tube digestif (paroi + contenu) justifie l'intérêt de l'utilisation des vers dans le recyclage de certains déchets.

En milieu naturel, le rôle des vers de terre en association avec les microorganismes est reconnu dans les processus d'évolution de la matière organique. Cette aptitude est utilisée dans le lombricompostage des déchets. *Eisenia fetida andrei* Bouché est surtout retenue. L'élevage sur ces substrats organiques en est entrepris en France et à l'étranger, en vue de l'obtention de composts ou pour la production animale elle-même (BOUCHE, 1983 ; FAYOLLE, 1982).

SUMMARY (Original scientific paper)

*Cellulasic Activity in the Gut of Eisenia fetida andrei Bouché
Applying to the biodegradation of organic wastes*

The evaluation of the free cellulasic activity in the gut of *Eisenia fetida andrei* under different conditions of breeding (earthworms on manure, on treated municipal wastes, in sterile conditions) has been done by testing the production of reducing sugars (RS) from the carboxymethylcellulose (C.M.C.) and filter paper (FP).

Whatever the breeding conditions are, a cellulasic activity can be observed even for disinfected worms kept in almost sterile conditions.

The alimentary canal contains the complete enzyme system as reducing sugars are produced from C.M.C. and FP.

The different regions (crop, gizzard, fore, mid, hind gut) contain cellulases except the pharynx. The greatest activities have been found in the fore and mid gut. In the gut wall of holoxenic and disinfected worms cellulasic activity is always measurable. As anaerobic cellulolytic bacteria are sometimes present on the gut wall, even after disinfection, we cannot presume upon the origin of the enzymes produced by tissues of the gut wall or by microorganisms.

The screening of the cellulolytic ability of 100 bacteria isolated from the gut contents on cellulose azur, shows that many species are cellulolytic and can lead the production of reducing sugars in 3 h. On the other hand, the cellulolysis has been evaluated in two groups of *E. fetida andrei* worms with or without astomatous ciliates enfeoffed to the gut. The results expressed in $\mu\text{g RS/mg gut}$ show no difference between the two groups.

Whatever the origin of the cellulases is, the activity of the gut wall and gut content justify the interest of using the worms in the recycle of organic wastes.

Cette espèce est une espèce corticole qui s'est adaptée à la vie dans le fumier et le terreau d'où son intérêt pour le compostage des déchets lignocellulosiques (ex : déchets d'élagage) (BOUCHE, 1972).

Dans le cadre d'une étude conduite au laboratoire de recherche sur la Faune du Sol de l'I.N.R.A. de Dijon, nous avons voulu confirmer et quantifier l'activité des cellulases au niveau du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* Bouché et voir dans quelle mesure cette activité pouvait améliorer la décomposition de débris organiques. En effet chez les espèces

lombriciennes de nombreuses enzymes ont été mises en évidence dans le tractus digestif :

- protéase et amylase chez *Eisenia fetida* (VAN GANSEN, 1962) ;
- chitinase au niveau de l'intestin moyen chez *Lumbricus terrestris* et *L. rubellus* (DEVIGNE et JEUNIAUX, 1961) ;
- cellulase et chitinase chez douze espèces de vers dont *E. fetida* (TRACEY, 1951) ;
- cellulase (PARLE, 1963 ; LAVERACK, 1963) et chitinase chez *Lumbricus terrestris* (PARLE, 1963)

En ce qui concerne l'origine de ces enzymes — cellulase et chitinase — TRACEY (1951) et PARLE (1963) admettent leur origine tissulaire plutôt que microbienne. TRACEY se base sur le fait qu'un broyat de paroi du tube digestif lavé manifeste une activité enzymatique. PARLE estime que la durée de transit est trop rapide pour permettre la dégradation de molécules aussi résistantes que la cellulose et la lignine. De plus la population de bactéries cellulolytiques lui semble trop faible pour justifier cette activité. DEVIGNE et JEUNIAUX (1961) ont travaillé sur des vers partiellement désinfectés par antibiotiques ; malgré la présence d'une microflore chitino-lytique importante, ces auteurs optent pour une origine essentiellement tissulaire de la chitinase, car d'une part, les parois de l'intestin moyen conservent une activité chitino-lytique après des lavages répétés et d'autre part, il n'existe pas de parallélisme entre la richesse de la flore bactérienne chitino-lytique et la teneur en chitinase.

L'étude entreprise ici vise à évaluer l'activité cellulase libre dans le tractus digestif d'*Eisenia fetida andrei* dans différentes conditions d'élevage, à essayer d'en préciser l'origine, et à déterminer les potentialités en vue d'un recyclage de déchets

Une partie des vers étudiés sont des vers holoxéniques, c'est-à-dire librement exposés aux microorganismes du milieu où ils vivent. Ils abritent donc une microflore complexe. Certains vivent dans le fumier, d'autres dans les ordures ménagères préalablement portées à 70°C. D'autres lots ont été désinfectés par antibiotiques et mis en élevage sur terreau stérile ou sur gélose stérile enrichie, selon un protocole comparable à celui suivi par DEVIGNE et JEUNIAUX (1961)

I — MÉTHODES D'ÉTUDES

1.1. MÉTHODES DE DÉSINFECTION

Les vers séjournent pendant 48 heures sur du papier filtre afin de vider mécaniquement leur tube digestif. Ils sont ensuite placés 48 heures sur du papier filtre stérile arrosé d'une solution d'antibiotiques puis dans du terreau stérilisé à l'autoclave et additionné des mêmes antibiotiques, ou sur gélose stérile.

Le mélange antibiotique est composé de 20 mg de sulfate de streptomycine, 20 mg d'actidione, 20 mg de kanamycine dans 100 ml d'eau distillée stérile.

Ces composés ont été retenus après avoir vérifié la résistance des vers à leur action, et la sensibilité de la microflore du tube digestif. Cette sensibilité a été mise en évidence sur plaque de gélose inoculée par une suspension-dilution du tube digestif selon la méthode classique des antibiogrammes.

1.2. MÉTHODE DE DISSECTION

Les animaux sont lavés extérieurement dans l'eau stérile puis plongés dans une solution alcoolique de cristal violet, ceci afin de pouvoir affirmer qu'il n'y a pas pénétration d'alcool à l'intérieur du tube digestif lors de la désinfection externe du ver (PELLENARD, 1973 ; ROUELLE, 1983).

L'ouverture est pratiquée sur la face ventrale. Le tube digestif est recueilli soit dans son entier, soit par portions définies sous loupe binoculaire : jabot, gésier, intestin antérieur (20e au 25e segment) intestin moyen (26e au 44e) intestin postérieur (45e au 98e).

Selon les expériences, la paroi seule ou l'ensemble paroi-contenu sont triturés au broyeur Potter-Thomas (après stérilisation des triturs de verre et des pistons).

Le contenu du tube digestif est récupéré par lavages successifs dans l'eau distillée stérile.

1.3. MÉTHODE DE DOSAGE DE LA CELLULOSE

La méthode de Sharrer modifiée a été utilisée avec succès dans le cas des végétaux et pour des produits renfermant moins de 1 % de cellulose (in MONTIÈS, 1980). Elle suppose une attaque acide à chaud par un mélange d'acide nitrique, trichloroacétique et acétique. Les culots filtrés sur verre fritté sont séchés après lavage à l'eau bouillante afin d'évaluer la perte de masse par attaque acide. Un passage au four à moufle à 450°C permet de déterminer la fraction organique dénommée insoluble cellulosique.

1.4. MÉTHODE DE MESURE DE L'ACTIVITÉ CELLULASIQUE

La méthode retenue est celle de PETERSON et PO-RATH (1966). Elle est basée sur le dosage colorimétrique des sucres réducteurs produits au cours de l'incubation d'un substrat cellulosique en présence d'enzymes.

— Le réactif pour la colorimétrie est l'acide dinitrosalicylique (D.N.S.), la longueur d'onde utilisée est de 640 nm.

— le tampon est une solution d'acide citrique 0,04 M et de phosphate disodique 0,08 M donnant un pH = 5,5.

— Les tubes à essais contiennent comme substrat cellulosique soit 1 ml d'une solution de carboxyméthylcellulose (C.M.C.) à 10 g/l de tampon soit une bande de papier Wattman n°1 pesant 100 mg, et un ml de solution enzymatique (qui peut être une suspension de tube digestif).

— Les résultats sont exprimés en µg de sucres réducteurs produits par mg de contenu, de paroi ou de tube digestif entier, pour 3 heures d'incubation.

— L'utilisation du papier filtre comme seule source de cellulose permet de rendre compte de l'activité cellulase, mettant en jeu l'équipement complet appelé complexe cellulase (TARUN GHOSH, 1981) :

- l'endo β glucanase (ex. Cx) attaque les chaînes linéaires en leurs régions amorphes
- la cellobiohydrolase (C.B.H. = C₁) produit du cellobiose ou des oligosaccharides à partir des extrémités non réductrices.
- la β 1-4 glucosidase (ou cellobiase) donne le glucose.

La C.M.C., utilisée comme substrat, permet de rendre compte de l'activité carboxyméthylcellulosique (C.M.C. ase = endo β 1-4 glucanase = Cx). Elle produit du glucose, du cellobiose, des aldodextrines (attaque au hasard des liaisons β 1-4 glucosidiques)

1.5. MÉTHODE D'ISOLEMENT DES BACTÉRIES CELLULOLYTIQUES DU TUBE DIGESTIF D'*EISENIA*

Les bactéries cellulolytiques ont été isolées à partir de 10 vers élevés dans du terreau d'ordures ménagères et de vers élevés dans du fumier. Des suspensions-dilutions du contenu du tube digestif ont été réalisées aux concentrations de 10^{-2} et 10^{-3} . Elles ont servi à inoculer un milieu liquide stérile de composition suivante :

Milieu minéral de base : KH_2PO_4 0,5 g/l ; K_2HPO_4 1 g/l ; MgSO_4 0,5 g/l ; NaCl 0,2 g/l ; $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 2,6 g/l ; CaCl_2 0,2 g/l ; FeSO_4 0,001 g/l ; extrait de levure 0,1 g/l.

Source de cellulose : C.M.C. 10 g/l

La première série de tubes de cultures contenait deux grammes de glucose/litre comme co-métabolite, la deuxième série ne contenait qu'un gramme de glucose/litre, tandis que les séries suivantes (3e, 4e, 5e) renfermaient uniquement de la carboxyméthylcellulose comme source de carbone (DESCHAMPS, LEBEAULT, 1980).

Ces cultures sont ensuite étalées par stries sur un milieu de même composition, gélose à 18°C , réparties en boîtes de pétri, et incubées pendant 5 jours à 30°C .

Les colonies isolées sont repiquées sur milieu gélosé. Leur activité cellulolytique est contrôlée sur fibre de cellulose-azur lors d'incubations à 37°C pendant 7 jours (DESCHAMPS *et al.*, 1980).

La pureté des souches retenues est contrôlée par coloration de Gram. On constate qu'il persiste quelques mélanges dont la séparation s'avère délicate.

Les couches bactériennes sont cultivées pour l'identification sur milieu à la C.M.C.

Les caractéristiques suivantes sont recherchées : morphologie, coloration de Gram, mobilité, type respiratoire, oxydase, catalase, action sur le lait tourmesolé, caractères biochimiques sur les galeries d'identification API 20E et parfois API 50 CH ; un deuxième contrôle de leur activité sur cellulose-azur est effectué.

II — RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

II.1. LES RÉSULTATS DE L'ÉTUDE DE L'ACTIVITÉ CELLULASIQUE LIBRE, DE VERS SUR DIFFÉRENTS SUBSTRATS SONT REPORTÉS DANS LE TABLEAU I

Les résultats sont exprimés soit en μg de sucres réducteurs (S.R.) par mg de tube digestif (ceci comprend l'ensemble paroi-contenu), soit en quantité de sucres réducteurs produits par tube digestif complet.

L'orientation de l'étude en vue de l'alimentation d'*Eisenia fetida andrei* nous a conduits à utiliser la méthode par recherche des sucres réducteurs de préférence à celle par viscosimétrie.

1. On constate une relative homogénéité des différents lots de vers qui se révèle d'une part par la masse des tubes digestifs, d'autre part par les valeurs de l'activité cellulosique exprimée en fonction de l'unité de masse (Tableau I).

C'est pour vérifier cette homogénéité des lots que chaque ver a été traité individuellement malgré la surcharge expérimentale que cela représente.

2. L'étude de l'activité cellulosique menée parallèlement sur papier filtre et sur C.M.C. permet de constater la présence, dans le tractus digestif, d'un équipement complet : en

TABLEAU I

Activité cellulosique dans le tube digestif de vers holoxéniques

<i>Eisenia fetida andrei</i> élevé dans du fumier					<i>Eisenia fetida andrei</i> élevé dans des ordures ménagères				
Masse de T.D. en mg	Activité (1)	C.M.C. (2)	Activité (1)	P.F. (2)	Masse de T.D. en mg	Activité (1)	C.M.C. (2)	Activité (1)	P.F. (2)
116	88	10,2			92	77	7,1	56	5,1
129	114	14,7	50	6,4	141	69	9,7	21	2,9
93	80	7,4	38	3,5	149	75	11,2	24	3,6
147	53	7,8	25	3,7	123	80	9,8	48	5,9
177	75	13,3	34	6	116	80	9,3	16	1,8
70	84	5,9	29	2	123	56	6,9	20	3,2

(1) : sucres réducteurs exprimés en $\mu\text{g}/\text{mg}$ de T.D.

(2) sucres réducteurs exprimés en mg/ver

T.D. : Tube digestif ; C.M.C. : Carboxyméthylcellulose ; P.F. : Papier filtre

pour 3 heures d'incubation à 37°C

effet, des sucres réducteurs sont produits aussi bien à partir du papier filtre que de C.M.C.

3. L'activité cellulasique se révèle en moyenne légèrement plus élevée dans les tubes digestifs des vers élevés dans du fumier. Mais cette différence n'apparaît pas significativement pour le nombre d'échantillons traités (test U de MANN-WHITNEY).

Les vers élevés dans les ordures ménagères traitées paraissent en bon état physiologique ; les tubes digestifs prélevés ne présentent pas de phénomènes d'autolyse comme ceux observés chez certains vers désinfectés, ou chez des vers élevés sur gélose. Leur activité cellulolytique n'est pas affectée dans ce milieu d'élevage et laisse intacte leur potentialité de dégradation des substrats cellulotiques présents dans les déchets.

II.2. LOCALISATION ET ORIGINE DE L'ACTIVITÉ CELLULASIQUE DANS LE TRACTUS DIGESTIF

Plusieurs lots de vers ont été étudiés à cet effet :

- vers holoxéniques élevés dans du fumier ;
- vers sans ciliés désinfectés ;
- vers désinfectés élevés sur gélose stérile.

1. Localisation

Les résultats sont consignés dans le tableau II.

TABLEAU II

Localisation de l'activité cellulasique dans le tube digestif d'*Eisenia fetida andrei*

	Vers holoxéniques sur fumier				Vers sans ciliés désinfectés						
	Masse T.D. contenu + paroi	S.R. témoin	S.R. µg/mg	S.R. totaux mg	Masse contenu mg	S.R. témoin	S.R. µg/mg	S.R. du contenu	Masse paroi mg	S.R. µg/g	S.R. totaux en mg
Région pharyng.	—	0	0	0	9,1	0	0	0	2,4	—	—
Jabot gésier	16,5	0	144	2,4	7,2	0	192	1,4	5,8	26	1,6
Intestin antérieur	4,6	0	382	1,7	8,8	0	300	2,6	4,7	38	2,8
Intestin moyen	35,8	+	99	3,5	18,8	0	400	7,5	11,5	46	8
Intestin postér.	86,8	+	34	2,8	27,1	0	106	2,9	6	10	2,9

S.R. : sucres réducteurs TD : tube digestif (contenu + paroi)

S.R. témoin :

0, absence de sucre réducteur dans la suspension de tube digestif

+, présence de sucres réducteurs dans la suspension de tube digestif avant incubation en présence de substrat cellulotique.

1.1. Sur l'ensemble du tractus digestif d'*Eisenia*, seule la région pharyngienne est pratiquement dépourvue d'activité cellulasique. Les résultats y sont nuls ou très voisins de zéro et reflètent alors, sans doute, une contamination lors de la dissection.

C'est au niveau de l'intestin que se situe l'activité maximale des cellulases ; les activités les plus importantes se trouvent localisées dans l'intestin antérieur et moyen.

Ces observations concordent avec celles de LAVERACK (1963) qui observe la présence de cellulase uniquement au niveau de l'intestin chez *Lumbricus terrestris*, en particulier dans sa moitié antérieure. PARLE (1963) observe également une activité cellulasique élevée dans l'intestin moyen de *L. terrestris*.

1.2. Les valeurs regroupées dans le tableau III permettent de constater qu'il subsiste encore une activité cellulasique liée à la paroi après plusieurs lavages à l'eau distillée stérile.

Dans l'eau du cinquième lavage, aucune bactérie cellulolytique et aucune activité cellulasique ne sont décelables ; par contre le broyat de la paroi du tube digestif recèle encore des cellulases actives, et parfois des cellulolytiques anaérobies facultatives — ceci même dans les cas de vers désinfectés, élevés en milieu contrôlé stérile et en présence d'antibiotiques. Cela montre la difficulté d'éliminer totalement les bactéries liées à la paroi.

Ces résultats justifient le fait que, dans toutes les expériences où l'activité cellulasique globale devait être évaluée, l'ensemble « contenu et paroi » a été prélevé (Fig. 1), (LOQUET *et al.*, 1983).

TABLEAU III

Activité cellulaire dans le contenu et dans la paroi du tube digestif après plusieurs lavages

	<i>Eisenia fetida andrei</i> /fumier/gélose + antibiotiques		/Milieu contrôlé : <i>Eisenia fetida andrei</i> gélose vitaminée, huile d'olive, framboisier + antibiotiques			
	mg S.R./ml	Quantité totale de S.R. en mg	mg S.R. ml	Quantité totale de S.R. en mg	mg S.R./ml	Quantité totale de S.R. en mg
1er lavage	1,24	4,96	1,07	5,35	0,62	3,1
2ème lavage	0,5	1	0,42	2,1	0,21	1
3ème lavage	0,24	0,96	0	0	0	0
4ème lavage	0,13	0,52	0	0	0	0
5ème lavage	0	0	0	0	0	0
Paroi	0,12	6,96	0,18	5,94	0,12	3,8

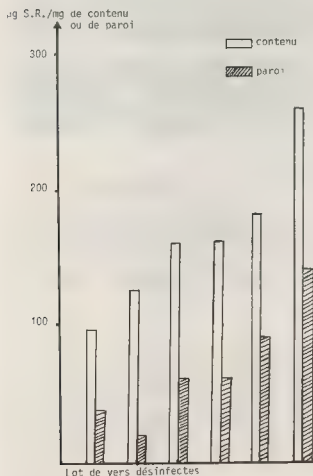


FIG. 1. — Activité cellulaire dans la paroi et dans le contenu du tube digestif de vers désinfectés.

Les activités cellulaires ont été mesurées dans nos expériences avec adjonction de merthiolate pendant les incubations. Ce produit est un inhibiteur de l'action des microorganismes vivants; ce type de traitement empêche l'assimilation du substrat ou des produits de sa dégradation ainsi que la synthèse de nouvelles enzymes microbiennes (DOMMERGUES, 1970). Ainsi c'est l'activité enzymatique libre qui est évaluée. PARLE (1963) en utilisant le toluène comme antiseptique constate que l'activité cellulaire chez *Lumbricus terrestris* persiste dans les broyats du tube digestif ainsi que dans le contenu; il en déduit qu'en l'absence d'activité bactérienne dans les incubations, c'est la paroi du tube digestif qui produit les cellulases. Il est à noter d'une part qu'aucune désinfection des vers n'a été pratiquée au préalable par cet auteur, d'autre part que l'adjonction de toluène n'implique pas l'absence de cellulases bactériennes synthétisées antérieurement à cet ajout. C'est pourquoi, bien qu'ayant localisé une activité cellulaire au niveau de la paroi du tube digestif des vers holoxéniques et de vers désinfectés il nous semble difficile d'affirmer que les cellulases soient uniquement d'origine tissulaire.

Seuls les élevages rigoureusement axéniques donneront une réponse sûre à cette question. Ces élevages passent obligatoirement par une fécondation artificielle et la culture des embryons obtenus (JACQUIN, 1982).

2. Rôle des ciliés

Trois espèces de ciliés astomes (appartenant aux genres *Maupasella*, *Metaradiophrya*, *Anoplophrya*) sont infodés au tube digestif d'*Eisenia fetida* (de PUYTORAC, 1954). Des ciliés isolés du rumen présenteraient des activités cellulaires (COLEMAN, 1983); il a donc paru nécessaire de vérifier si une activité cellulaire pouvait leur être attribuée dans le cas d'*Eisenia*. Ces organismes ne pouvant être mis en culture pure, il n'a pas été possible de démontrer directement s'ils possèdent une cellulase. Les contrôles ont donc été effectués sur des lots des vers avec ou sans ciliés élevés sur le même compost (Fig. 2).

L'ensemble des valeurs montre qu'il n'existe pas de différence pour l'activité cellulaire rapportée à une unité de masse de tube digestif: la moyenne d'activité mesurée pour

S.R. en µg/mg T.D.

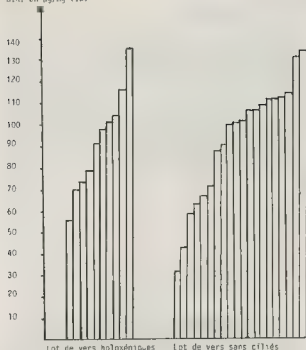


FIG. 2. — Activité cellulosique du tube digestif de vers holoxéniques et de vers sans ciliés.

20 individus sans ciliés est de 92,5 µg S.R./mg de T.D., celle des vers avec ciliés est de 91,5 µg. De plus le test U de MANN-WHITNEY montre qu'il n'existe pas de différence significative entre les deux lots.

3. Isolement des bactéries cellulolytiques du tube digestif d'*E. fetida*

Seules les souches donnant une réaction positive sur fibres de cellulose-azur ont été retenues. Dans le cas de vers élevés dans du terreau, 21 souches parmi les 120 isolées à partir d'une gélose à la C.M.C. donnent une réponse positive, soit 18 %. Cela représente un pourcentage relativement faible. DESCHAMPS et LEBEAULT (1980) travaillant sur le bois décomposé obtiennent 92 % de souches cellulolytiques.

Les souches aérobies ou aérotolérantes isolées appartiennent aux genres suivants : *Pseudomonas*, *Achromobacter*, *Alcaligenes*, *Cellulomonas*, *Cytophaga*, *Hafnia*, *Citrobacter*.

Selon les différents milieux d'élevage des *Eisenia*, on constate que les souches isolées ne présentent pas la même richesse en genres microbiens. Pour les vers élevés dans du terreau la majorité des souches cellulolytiques appartient au genre *Cellulomonas*, ce qui confirme les résultats de CHOS-SON et de DUPUY (1983), tandis qu'à partir des vers élevés dans du fumier les différents genres cités précédemment ont été isolés. La microflore des milieux extérieurs correspondants n'ayant pas été isolée, une comparaison des microflores externe et interne ne peut être établie.

Cependant MARIALIGETI (1979) isole du tube digestif d'*Eisenia lucens* vivant sur les troncs de hêtre en décomposition 75 % de bactéries appartenant au genre *Vibrio*, qui pourraient être celles du milieu particulier habité par ces vers (in ROUELLE, 1982).

Des isollements de souches cellulolytiques anaérobies ont été tentés sur le même milieu d'isolement mis en incubation sous atmosphère contrôlée d'azote — le pourcentage d'oxygène résiduel vérifié à la sonde Dräger est de 1 % — Aucune des souches ainsi isolées n'a répondu positivement au test cellulose-azur lors des incubations en jarre d'anaérobiose ; elles n'ont donc pas été retenues.

TABLEAU IV

Mise en évidence de l'activité cellulosique des souches isolées à partir du contenu du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei*

SUCRES REDUCTEURS/C.M.C.				SUCRES REDUCTEURS/P.F.		
Souches	D.O. dans l'inoculum	D.O. après incubation	S.R. mg/l	D.O. dans l'inoculum	D.O. après incubation	S.R. mg/l
B ₁	0,205	0,438	610	0,196	0,184	0
B ₃	0,166	0,319	405	0,137	0,149	25
G ₄	0,089	0,166	205	0,069	0,087	50
I ₁	0,256	0,380	330	0,194	0,225	80
I ₂	0,233	0,455	590	0,208	0,267	160
I ₃	0,237	0,384	395	0,180	0,220	105

P.F. = papier filtre

C.M.C. = carboxyméthylcellulose

durée des incubations = 3 heures

D.O. = densité optique à 640 nm

Les cultures bactériennes sont portées à la même densité optique (D.O.) à 550 nm, point 2 de l'échelle de Mac Farland.

Toutes les souches actives sur cellulose-azur, ont été remises en culture sur milieu minéral de base + C.M.C. et testées ensuite pour leur aptitude à produire, en 3 heures, des sucres réducteurs à partir de C.M.C. et de papier filtre en présence de merthiolate (Tableau IV). On constate que les souches isolées ont produit dans le milieu de culture les cellulases aptes à hydrolyser la cellulose jusqu'au stade sucres réducteurs en 3 heures. Ce laps de temps est inférieur à la durée de transit intestinal estimé de 7 à 12 heures par VAN GANSEN (1962) mais du même ordre que celui défini par HARTENSTEIN (1981). Le temps requis pour ce transit est dépendant des conditions ambiantes et des substrats ingérés : il est évalué par cet auteur à 2 h 30 pour de la cellulose ou du sol, à la température de 25°C.

Ces résultats permettent de confirmer l'existence d'une activité cellulasique dans le tractus digestif d'*Eisenia fetida andrei* due en partie aux cellulases des souches bactériennes.

Cette potentialité pourrait être utilisée pour accélérer et améliorer l'évolution de certains résidus (ordures ménagères, déchets de papeteries, déchets ligno-cellulosiques...). C'est dans cette optique qu'*Eisenia* a été introduit dans différents substrats.

TABLEAU V

Analyse physico-chimique des composts d'ordures ménagères (RANDRIAMAMONJIZAKA/ 1984)

Date : Juin 1982	
Carbone organique (méthode ANNE)	246°/∞
Azote total (KJELDHAL)	8,2°/∞
C/N	30
Azote assimilable : N-NH ₄ exprimé en N°/∞	0,43°/∞
N-NO ₂ + N-NO ₃ exprimé en N°/∞	0,35°/∞
Acide phosphorique assimilable (P ₂ O ₅) (JORET-HEBERT)	0,90°/∞
Acide phosphorique total (attaque nitro-perchlorique)	8°/∞
Bases échangeables (acétate d'ammonium pH 7) (et sels solubles)	
Calcium (Ca)	65 meq/100 g
Magnésium (Mg)	11,6 meq/100 g
Potassium (K)	19,5 meq/100 g
Sodium (Na)	30 meq/100 g
Somme des bases solubles et échangeables (S)	126,1 meq/100 g
Capacité d'échange (T)	42
Taux de saturation $\frac{S}{T} \times 100$	saturé
Bases totales (attaque nitro-perchlorique)	
Calcium (Ca)	40°/∞ matière sèche
Magnésium (Mg)	5,2°/∞ matière sèche
Potassium (K)	8,9°/∞ matière sèche
Sodium (Na)	8,6°/∞
Fer total (Fe ₂ O ₃) (attaque nitro-perchlorique)	35°/∞
Fer libre (extraction par ditionite)	12,2°/∞
pH (eau)	8,7
Analyse granulométrique	
Argile	4,25 %
Limon	9,5 %
Sable fin	7,88 %
Sable grossier	28,53 %
Matière organique	42,40 %
Humidité	12,32 %

III — DÉGRADABILITÉ DE DIFFÉRENTS DÉCHETS PAR LES POLYOSIDES DU TUBE DIGESTIF D'*EISENIA FETIDA ANDREI*

1. Résidus de composts d'ordures ménagères

1.1. Caractérisation de ces composts

Le compostage est conduit à l'usine de traitement des déchets urbains de Châlons-sur-Saône. Les composts sont âgés d'environ 8 mois. L'analyse physico-chimique (Tableau V) a été réalisée au laboratoire de la Faune des Sols de l'I.N.R.A. de Dijon (RANDRIAMAMONJIZAKA, 1984).

Le «lombricompost» est obtenu après élevage d'*Eisenia fetida andrei* dans le compost d'environ 8 mois. Le lombricompostage est effectué en salle à température et humidité contrôlées (15°C, 100 % d'humidité) pendant 7 semaines.

Les résidus sur lesquels l'activité cellulasique d'*Eisenia fetida andrei* a été étudiée sont obtenus par tamisage des composts et représentent la fraction supérieure à 0,5 mm, c'est-à-dire les parties non dégradées.

Le symbole R_O désigne les résidus d'ordures ménagères dans lesquelles il n'y a pas eu introduction de vers, le symbole R_T les résidus de lombricomposts.

Les essais enzymatiques ont été effectués sur les résidus R_O et R_T broyés puis tamisés sur tamis à mailles de 0,1 à 0,05 mm afin d'éliminer les particules de verre, autres débris (plastiques...) et de réduire l'hétérogénéité des substrats.

Dans ces résidus (R_O et R_T) l'insoluble cellulosique a été estimé. Ce dosage met en évidence des différences nettes entre les résidus R_O et R_T .

R_O : 31 % d'insoluble cellulosique

R_T : 8 % d'insoluble cellulosique

1.2. Résultats :

Les incubations de courte durée des résidus R_O et R_T avec ou sans adjonction de merthiolate de sodium permettent de mettre en évidence l'activité enzymatique potentielle de la microflore autochtone (Tableau VI). Les valeurs montrent une faible accessibilité des composés polyosidiques à l'action de cette microflore puisqu'une faible quantité de sucres réducteurs est produite, en particulier pour R_O . Dans le cas de R_T , les polyosides peuvent subir une dégradation enzymatique : 24 μ g de sucres réducteurs sont produits à partir d'un mg de déchet.

Il était intéressant de comparer à l'activité de la microflore autochtone celle du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* (Tableau VII).

A cet effet, des incubations de 3 heures ont été réalisées avec comme substrat à dégrader la C.M.C. le papier filtre, les résidus R_O et R_T .

Un inoculum homogène (7 mg/ml) est constitué par un broyat de plusieurs tubes digestifs prélevés sur des vers holoxéniques élevés dans du fumier. La quantité de sucres réducteurs initialement présente dans cet inoculum est de 58 μ g/mg de tube digestif, celle présente dans les résidus avant l'essai d'hydrolyse enzymatique est de 30 μ g/mg de R_O et 34 μ g/mg de R_T .

L'activité du complexe cellulasique de l'inoculum libre en 3 heures 0,6 mg de sucres réducteurs à partir de la C.M.C. Dans le cas du résidu R_O on constate qu'il n'y a pas dégradation des polymères glucidiques jusqu'au stade sucres réducteurs pendant une incubation de courte durée ; par contre le résidu R_T provenant des déchets ayant subi un lombricompostage est biodégradable par les enzymes libérées par la microflore du tube digestif. Dans ce cas, les sucres réducteurs ne proviennent peut-être pas uniquement du complexe cellulasique.

En effet à l'examen microscopique on a pu observer dans ces déchets à côté de fibres lignocellulosiques, quelques grains d'amidon.

TABLEAU VI

Production de sucres réducteurs à partir des résidus R_O et R_T en présence ou en absence d'un inhibiteur de leur microflore

Substrat	I.C. %	Température d'incubation	Durée d'incubation	S.R. présents dans les résidus au temps t_0	Production de S.R. en 3 heures	
					(1)	(2)
R_O	31	37°C	3 h	30	7	8
R_T	8			34	24	6
R_O	31	15°C	3 h	30	8	12
R_T	8			34	5	6

S.R. = sucres réducteurs en μ g/mg de résidus
(1) avec adjonction de merthiolate
(2) sans merthiolate

I.C. = insoluble cellulosique

R_O = résidus des composts

R_T = résidus des lombricomposts

TABLEAU VII

Dégradation comparée de différents substrats par les enzymes du tube digestif (paroi et contenu) d'*Eisenia fetida andrei* et par une cellulase du commerce

Substrat	P.E. en mg	Inoculum	S.R. produits en $\mu\text{g}/\text{mg}$ de T.D.	Quantité totale de sucres réducteurs
P.F.	100	7 mg	29	0,2 mg
C.M.C.	10	de	84	0,6 mg
R _O	100	Broyat de tube	0	0
R _T	100	digestif	23	0,16 mg

S.R. présents dans l'inoculum : 58 $\mu\text{g}/\text{ml}$

Substrat	P.E. en mg	Enzyme	Sucres réducteurs en $\mu\text{g}/\text{mg}$ de substrat	I.C. %	I.C. dans la P.E. en mg	% de substrat dégradé
C.M.C.	10	cellulase type I Sigma	80	100	10	0,8
R _O	100		3	31	31	0,01
R _T	100		3,8	8	8	0,05

S.R. : sucres réducteurs

P.F. : papier filtre

C.M.C. : carboxyméthylcellulose

I.C. : insoluble cellulosique

Incubation : 3 heures à 37°C

L'action spécifique d'une cellulase du commerce (type I de sigma *Aspergillus niger*), après avoir été contrôlée sur C.M.C. et sur papier filtre, a été utilisée sur les substrats R_O et R_T. Les résultats sont consignés dans le tableau VII avec une estimation du % de substrat cellulosique hydrolysé.

Ces manipulations confirment le peu d'accessibilité des substrats dans le résidu R_O et une biodégradation possible du résidu R_T par les enzymes et les microflores autochtones et du tube digestif.

2. Résidus de papeteries

Les boues de papeteries proviennent de différentes usines Béghin-Say et ont été envoyées au laboratoire de l'I.N.R.A.-Dijon pour des essais de lombricompostage avec *Eisenia fetida andrei*. Leur désignation est la suivante :

Boue n°1 : cartonnettes utilisant des vieux papiers

Boue n°2 : boue de désencrage

Boue n°3 : papeterie utilisant de la pâte neuve

Boue n°4 : papeterie utilisant de la pâte neuve, des vieux papiers et traitant le coton.

Les dosages de l'insoluble cellulosique donnent les pourcentages suivants :

Boue n°1 : 25 %

Boue n°2 : 50 %

Boue n°3 : 53 %

Boue n°4 : 42 %

L'activité d'une cellulase du commerce et celle de l'ensemble tube digestif et microflore associée d'*Eisenia* ont été évaluées (Tableau VIII).

Sauf dans le cas de la boue de désencrage, on constate que l'action du ver est supérieure à celle d'une enzyme purifiée. On peut estimer, compte tenu des procédés de fabrication, que d'autres polymères de structure sont présents dans les boues, et hydrolysés par les enzymes libres du tube digestif et de son contenu. Le papier filtre qui est une source pure de cellulose donne des résultats identiques dans les deux cas (460 μg de sucres réducteurs/mg de substrat).

3. Déchets lignocellulosiques

Des vers élevés dans ces déchets présentent une activité cellulosique importante : la moyenne de l'activité C.M.C. est de 138 μg S.R./mg de tube digestif, celle sur papier filtre de 46 μg S.R./mg de tube digestif. Les vers élevés dans le fumier présentent une activité C.M. Case plus faible de 60 μg S.R./mg de tube digestif.

De même, la comparaison de l'activité cellulosique libre dans les déchets lignocellulosiques et de celle qui règne au

TABLEAU VIII

Comparaison de l'activité d'une cellulase et de l'activité enzymatique liée au tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* sur des déchets de papeterie

Substrat	P.E. en mg	I.C. %	Activité d'une cellulase à 1 mg/ml µg de S.R./mg de substrat	Activité du tube digestif (paroi + contenu) à 10 mg/ml µg de S.R./mg de substrat
Boue n°1	100	25	0	330
Boue n°2	—	50	575	260
Boue n°3	—	53	460	1225
Boue n°4	—	42	540	760
Papier filtre	—	—	460	460

Durée d'incubation : 3 h à 37°C

S.R. : sucres réducteurs

I.C. : insoluble cellulosique

TABLEAU IX

Activité cellulosique dans les déchets lignocellulosiques et dans le tube digestif des vers élevés dans ces déchets

	Activité cellulosique libre dans les déchets ligno-cellulosiques en mg de S.R./g de déchets		Activité cellulosique du tube digestif des vers élevés dans ces déchets en mg de S.R./g de tube digestif
	en 3 heures	en 24 heures	en 3 heures
D.L. âgés de 8 mois	17	57	—
D.L. frais + vers	15,5	53	138
D.L. âgés + vers	10,7	51	91
D.L. âgés de 8 mois + vers élevés sur fumier	12	52	97
Fumier + vers	9	36	60

S.R. : sucres réducteurs

D.L. : déchets lignocellulosiques

sein du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* montre que cette dernière y est 8 fois plus importante. Dans le cas où le fumier sert de substrat ce rapport est de 7 (Tableau IX).

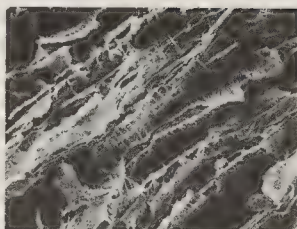
Des incubations de 40 jours au bain-marie agité à 37°C, de déchets lignocellulosiques broyés et séchés, puis inoculés ou non (témoins) par un broyat de tubes digestifs et de leurs contenus ont permis d'estimer par la perte de masse et par la perte de lignine leur dégradation. Ces déchets ont été choisis pour ces expériences de préférence aux lignines d'extraction dont la structure chimique se trouve toujours altérée. Le taux de lignine a été évalué par dosage spectrométrique à 280 nm selon la méthode de JOHNSON et VAN ZYL (1961-1978). La perte de masse s'élève à 30 % et la perte de lignine est de 3 % (13 % de lignine dans les témoins, 10 % dans les échantillons inoculés). Des observations au microscope électronique à

balayage (M.E.B.) des fragments inoculés (Fig. 3), montrent un aspect général du stade d'évolution (Fig. 3, A et B) : dans les témoins (Fig. 3-A), qui ont subi une dégradation lors du compostage, mais n'en ont normalement subi aucune lors de l'incubation de 40 jours, les structures des végétaux sont encore bien reconnaissables ; par contre dans les échantillons inoculés cette dégradation est beaucoup plus avancée, comme le montre le document (Fig. 3-B). L'absence des bactéries dans les tissus des témoins a été contrôlée à fort grossissement (Fig. 3-C). Au contraire les fragments inoculés présentent de très nombreuses niches de microorganismes (Fig. 3, D et E).

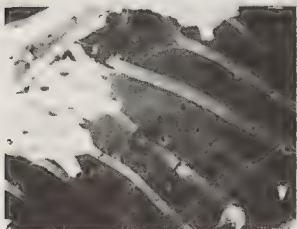
Ces observations confirment que l'on peut attribuer aux microorganismes présents dans le tube digestif une partie de la dégradation ligno-cellulosique mise en évidence par les dosages. En effet à côté des souches cellulolytiques, des



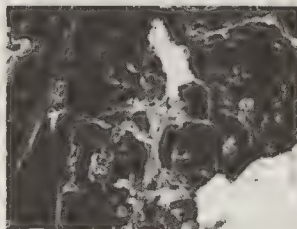
A



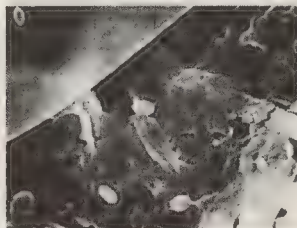
B



C



D



Observation au M.E.B. des déchets lignocellulosiques

A : $\times 280$, C : 1600 = déchets lignocellulosiques sans inoculum après 40 jours d'incubation à 37°C.

B : $\times 280$, D : $\times 2800$, E : $\times 6000$ = déchets lignocellulosiques inoculés avec un broyat de tubes digestifs d'*Eisenia fetida andrei* après 40 jours d'incubation à 37°C.

FIG. 3. — Observation au microscope électronique à balayage des déchets lignocellulosiques.

souches ligninolytiques inactives sur la cellulose ont été isolées à partir du contenu des tubes digestifs d'*Eisenia*, ainsi que des substrats. Leur activité ligninolytique a été confirmée, par dosage de la lignine, lors d'incubation de 40 jours à 37°C sur un milieu minéral avec comme seules source de carbone les produits d'élagage finement broyés

CONCLUSIONS

Quelle que soit l'origine de la cellulase (tissulaire ou/microbienne) on constate une importante activité cellulase au sein du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* (contenu et paroi) dans différentes conditions d'élevage.

L'étude des vers désinfectés ou élevés stérilement n'a pas permis à nos yeux d'affirmer l'existence d'une cellulase tissulaire : le fait que les bactéries cellulolytiques anaérobies aient pu être mises en évidence sur quelques broyats de paroi du tube digestif, nous fait douter de la possibilité de désinfecter totalement celle-ci. Cependant PAYNE *et al.*, (1972) n'hésitent pas à déduire, par la seule absence de telles bactéries dans le tube digestif de *Scrobicularia*, l'existence d'une cellulase endogène, de même PAVAUUX et DESIÈRE (1974) estiment que les laminarinas mises en évidence chez deux Coléoptères lamellicornes «semblent synthétisées par la muqueuse intestinale puisque celle-ci, méticuleusement lavée, manifeste une activité élevée, et que les aliments n'en manifestent pas».

ARNOULD *et al.*, (1978) montrent, en utilisant la méthode histo-enzymologique, que *Scrobicularia plana* possède des hydrolases endogènes (cellulase, amylase, chitinase, laminarinas). De même JASPAR-VERSALI *et al.*, (1982), en utilisant cette technique, estiment au vu de la localisation de l'activité cellulase au niveau de l'épithélium intestinal qu'*Abax ater* (Coléoptère, Carabique) possède une cellulase propre. Cette technique, très intéressante pour une topographie enzymatique, pourrait confirmer l'activité cellulase de la paroi du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei*. Mais l'affirmation d'une origine tissulaire de l'enzyme passe à notre avis, par l'obtention préalable de vers totalement désinfectés ou de vers axéniques en s'assurant qu'il ne subsiste aucune bactérie liée aux tissus.

Quoiqu'il en soit, l'aptitude à dégrader la cellulose et la lignine, ainsi que les quantités importantes ingérées par les vers, peuvent permettre d'envisager l'utilisation de ceux-ci dans le recyclage de déchets organiques, comme par exemple, les déchets d'élagage. Dans notre étude l'activité des cellulases s'est révélée efficace sur les différents déchets à l'exception des résidus de compost vieilli où par ailleurs la croissance d'*Eisenia fetida andrei* est pratiquement nulle (ROUELLE *et al.*, 1983 ; RANDRIAMAMONJIZAKA, 1984). Une partie de l'activité est due aux souches cellulolytiques hébergées dans le tube digestif. On pourrait penser, pour des applications industrielles, utiliser directement ces souches. Cependant la comparaison de l'activité cellulase libre dans les déchets lignocellulosiques et de celle qui régit au sein du tube digestif d'*Eisenia fetida andrei* montre que cette dernière y est plus importante. Il nous semble, dans ces conditions, préférable pour des techniques rustiques de compostage, d'introduire directement les vers dans le milieu, associant ainsi à leur action propre, celle des bactéries.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOULD (C.) et BOUCHEZ-DECLoux (N.), 1978. — Méthodes histo-enzymologiques pour la détection de cellulase, de chitinase et de laminarinas. Application au boucher gastrique du mollusque bivalve *Scrobicularia plana*. *Histochemistry*, 56: 45-54.
- BOUCHE (M.B.), 1972. — *Lombriciens de France. Écologie et Systématique*. I.N.R.A. Ed. Paris. Publ. 72.2 : 671 pp.
- BOUCHE (M.B.), 1983. — Le lombricompostage. *ANRED*, 11 : 1-36.
- BOUCHE (M.B.), 1984. — Les lombriciens et le traitement des déchets. *Génie Rural*. Mai-Juin 1984 : 28-30.
- CHOSSON (J.) et DUPUY (P.), 1983. — Improvement of the cellulolytic of a natural population of aerobic bacteria. *Eur. J. Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 18 : 163-167.
- COLEMAN (G.S.), 1983. — A comparison of the cellulolytic activities of rumen ciliate in lignocellulose biodegradation. *Lignocellulose biodegradation conference*. Littlehampton G B
- DESCHAMPS (A.M.) et LÉBEAULT (J.M.), 1980. — Recherche de bactéries cellulolytiques par la méthode à la cellulose azur. *Ann. Microbiol. (Inst. Pasteur)*, 131 A : 77-81.
- DESCHAMPS (A.M.), LÉBEAULT (J.M.) *et al.*, 1980. — Isolation and identification of bark decaying and utilizing bacteria of various origin. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 17 (4) : 577-581.
- DEVIGNE (J.) et JEUNIAUX (C.), 1961. — Origine tissulaire des enzymes chitino-lytiques intestinaux des lombrics. *Arch. Inst. de Phys. et de Bioch.*, 69 (2) : 223-234.
- DOMMERGUES (Y.) et MANGENOT (F.), 1970. — *Écologie microbienne du sol*. Masson Ed. : 796 pp.
- FAYOLLE (L.), 1982. — *Étude de l'évolution du système Déchets-lombriciens-Microorganismes. Perspectives appliquées*. Thèse de 3ème cycle Université Cl. Bernard, Lyon I, 19 mars 1982.
- HARTENSTEIN (F.), HARTENSTEIN (E.) et HARTENSTEIN (R.), 1981. — Gut load and transit time in the earthworm *Eisenia fetida*. *Pedobiologia*, 22 : 5-20.
- JACQUIN (H.), 1982. — Rapport de stage de D.E.A. Faculté des Sciences de Besançon. Contribution à l'étude des microorganismes associés au ver de terre : cas des bactéries présentes dans les néphridies d'*Eisenia fetida* (Sav.), 21 pp. + planches.
- JASPAR-VERSALI (M.F.), BOUCHEZ-DECLoux (N.) et BUSIERS (J.C.), 1982. — Localisation histo-enzymologique des chitinases, cellulases et protéases chez un Coléoptère Carabique : *Abax ater* (Villers, 1789). *Annls. Soc. R. Zool. Belg.*, 112 (2) : 147-156.
- JOHNSON (D.B.), MOORE (W.E.) and ZANK (L.C.), 1961. — The spectrophotometric determination of lignin in samill wood samples. *Tappi*, 44 (11) : 793-798.
- LAVERACK (M.S.), 1963. — *The physiology of earthworms*. Ed. Pergamon Press London : 19-23.
- LOQUET (M.), VINCESLAS (M.) et ROUELLE (J.), 1983. — Cellulase activity in the gut of *Eisenia fetida*. *Lignocellulose biodegradation conference*. Littlehampton G B
- MONTIES (B.), 1980. — *Les Polymères végétaux*. Gauthier-Villars, Paris : 345 pp.
- PARLE (J.N.), 1963. — Microorganisms in the intestines of earthworms. *J. Gen. Microbiol.*, 31 : 1-11.
- PAYNE (D.W.), THORPE (N.A.) and DONALDSON (E.M.), 1972. — Cellulolytic activity and a study of the bacterial population in the digestive tract of *Scrobicularia plana* (da Costa). *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 40 : 147-160.
- PELLENARD (P.), 1973. — *Les matières organiques de l'argile souterraine et l'alimentation de Niphargus virei* (Crustacé amphipode hypogé). Thèse de spécialité de l'Université de Lyon.

- PETTERSON and PORATH (J.), 1966. — A cellulolytic enzyme from *Penicillium notatum*. In *Methods in enzymology*, VIII : 603-607.
- PIAUAUX (A.) et DESIÈRE (M.), 1974. — β glycanases du tube digestif de deux Coléoptères lamellicornes : *Geotrupes stercorarius* (L.) (geotrupidae) et *Oryctes nasicornis* (L.) (scarabaeidae). *Bull. Ecol.*, V, 1 : 1-6.
- PUYTORAC (P.) de, 1954. — Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des infusoires astomes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11 : 85-270.
- RANDRIAMAMONJIZAKA (J.L.), 1984. — Recherches sur les conséquences du transit des matières minérales et organiques par le tube digestif de vers : *Lumbricus terrestris*, *Eisenia fetida*. Thèse de 5ème cycle. Université de Nancy I, 82 pp.
- ROUELLE (J.), 1982. — Microorganismes et alimentation des vers de terre. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci., Biarritz*, 14, 2 : 173-180.
- ROUELLE (J.), 1983. — Introduction of amoebae and *Rhizobium japonicum* into the gut of *Eisenia fetida* (Sav.) and *Lumbricus terrestris* L. in Satchell (editor) *Earthworm ecology from Darwin to vermiculture*, Chapman and Hall. London : 495 pp.
- ROUELLE (J.), RANDRIAMAMONJIZAKA (J.L.), LOQUET (M.) et VINCESLAS (M.), 1983. — Alimentation d'*Eisenia fetida* en élevage sur un compost de déchets urbains. *Réunion sur la «Microbiologie des organismes poecilothermes»*. Paris.
- SHARRER (?), 1931. — In *Les Polymères végétaux. Polymères pariétaux et alimentaires non azotés*. Monties B. Ed. Gauthier-Villars, 1980 : 345 pp.
- TARUN GHOSE, MONTENECOURT (B.S.) et EVELEIGH (D.E.), 1981. — Measure of cellulosic activity (substrates, assays, activities and recommendations). *Biotechnology commission, international union of pure and applied chemistry* : 1-29.
- TRACEY (M.V.), 1951. — Cellulase et chitinase de vers de terre. *Nature*, 167 : 776-777.
- VAN GANSEN (P.), 1962. — Structures et fonctions du tube digestif du lombricien : *Eisenia fetida* Savigny
- VAN ZYL (J.D.), 1978. — Notes on the spectrophotometric determination of lignin in wood samples. *Wood Sci. Technol.*, 12 : 251-259.

Tribune

PEUT-ON PARLER D'ÉCOLOGIE URBAINE ?

par Philippe LEBRETON

F.R.A.P. N.A. - Université LYON-I - 69622 VILLEURBANNE Cedex
et F.F.S.P.N.

Les quelques réflexions qui suivent, rédigées sur proposition de la Rédaction du Bulletin, ont été inspirées par la lecture de deux importants numéros spéciaux de la revue Metropolis édités par Christian GARNIER et Philippe MIRENOWICZ ().*

Consacrer deux numéros spéciaux d'une grande revue au thème général de l'écologie urbaine peut apparaître comme une double et courageuse gageure : d'un point de vue médiatique et politique d'abord, dans la mesure où l'écologie — prise au sens large — se trouve en France au creux de la vague ; d'un point de vue intellectuel ensuite, tant peut être désempé le principe même d'une «anthropo-écologie».

Le premier phénomène ne relève pas de notre propos ; avant d'aborder le second, l'éditorial (N°64, p. 4-5) nous résume en le structurant le contenu des quelques 200 pages de cette production, due à 35 auteurs.

«Dans la première partie du volume I (= n°64), on a voulu faire, au travers de bilans critiques, le point historique et théorique de l'écologie urbaine en s'interrogeant à la fois sur les obstacles épistémologiques, les ouvertures potentielles, et les conditions d'une percée scientifique décisive.

La seconde partie (= n°65), centrée sur les contributions au savoir sur la ville, contributions issues des réflexions, expériences et travaux inspirés de l'écologie urbaine, comporte deux niveaux. Le premier est celui de théoriciens et de praticiens qui travaillent sur la ville prise dans sa globalité. Le second est plutôt celui de spécialistes qui se penchent sur un phénomène urbain particulier, mais se trouvent rapidement confrontés à de multiples autres aspects, et se voient donc peu ou prou contraints à sortir de leur domaine et à adopter un début de raisonnement écosystémique.

Dans le volume II (= n°66), la troisième et dernière partie a pour but de pointer les problèmes essentiels, et quelques expériences, en matière d'écologie urbaine appliquée à la gestion des villes. Pas plus que les deux précédentes, elle ne prétend, et de loin, à l'exhaustivité qui, en l'occurrence, n'a pas d'intérêt en soi».

Pour notre part, les articles les plus intéressants nous ont paru être, entre autres :

— «Manifeste pour l'écologie urbaine», de Ch. GARNIER et Ph. MIRENOWICZ (N°64/65, pp. 6-19), qui rappelle ou pose les bases conceptuelles du dossier et fournit une abondante et fort utile bibliographie ;

— «Pour un urbanisme naturel. Écosystème urbain et psychisme humain», de R. KLAINE (N°64/65, pp. 41-48), qui a le mérite de souligner la dimension (et les exigences) particulières(s) de notre espèce ;

— «Écologiser les politiques urbaines. L'expérience soviétique», de A. BYSTROVA et V. GLOUCHOVA (N°66, pp. 66-76) qui, s'il passe dans doute un peu rapidement sur certains points du dossier (quelles traces a éventuellement laissées dans l'urbanisme soviétique le «flirt» des années 30 avec LE CORBUSIER ? De combien de m² d'appartement dispose le moscovite moyen ?), fournit un ensemble de données apparemment bien documenté et illustré ;

— «Démocratiser l'urbanisme. Lexique et réflexions pour l'avenir», de V. GRANGER (N°66, pp. 84-87), car le citoyen doit «participer», quitte à «empoisonner les professionnels de l'aménagement» ; etc.

Ceci dit, et sans nier un seul instant l'intérêt pratique de telles contributions, et d'une telle réflexion générale, est-on vraiment en droit de parler d'écologie urbaine, ou humaine ? En référence aux modèles naturels, ne s'agit-il pas de ressemblances plus que de similitudes, et la démarche ne relève-t-elle pas de simples analogies plus que de réelles homologies ? Le débat n'est pas seulement d'ordre intellectuel, mais de la réponse qui pourrait être donnée dépend l'efficacité même de la méthode.

Un tel soupçon est d'ailleurs peut-être étayé par une remarque due aux rédacteurs mêmes de la revue : «Alors que d'assez nombreuses municipalités sont engagées dans des actions qui revendiquent l'écologie urbaine, il s'avère extrêmement ardu d'obtenir d'elles autre chose que des documents officiels présentant des réalisations, voire des programmes électoraux ! Le bénévolat et le manque de disponibilité des élus y est certes pour beaucoup mais, divers indices le montrent, la difficulté à dégager une réflexion d'ensemble et à pratiquer une sorte d'auto-analyse, bien plus encore» (Note :

* GARNIER Christian et MIRENOWICZ Philippe, rédacteurs — Écologie urbaine. I. Nouveaux savoirs sur la ville. Metropolis, 1984, N° 64-65, 1 éditorial et 20 articles, pp. 4-10. II. Des villes en action. Metropolis, 1985, N° 66, 1 éditorial et 17 articles, pp. 10-93.

mots soulignés par nous).

Trois mots-clés nous paraissent devoir être retenus pour tenter de clarifier le débat : biocénose, psychisme, systémique.

— Si le phénomène urbain relève bien de l'écologie, il ne saurait s'agir que d'autécologie puisqu'une seule espèce — la nôtre — se voit prise en compte, les autres (le platane, les chiens, les moineaux...) ne tenant point en ville le rôle de partenaires, mais celui de subordonnés. Or nous sommes de ceux qui pensent que la pleine dimension de l'écologie n'est atteinte qu'avec la synécologie, science de synthèse, «intelligence» des êtres et des phénomènes de la nature.

Certes, d'aucuns soutiendront qu'en raison de l'existence des couches ou des classes sociales ou professionnelles, des groupes ethniques, confessionnels, culturels, d'âge, de sexe, etc., la société humaine présente une complexité et une structure comparable à celle des biocénoses naturelles, avec leurs producteurs, consommateurs, prédateurs, décomposeurs, etc. C'est le point de vue soutenu notamment par VIERA da SILVA (cité p. 7, N° 64/65), lorsqu'il écrit : «L'écologie de l'homme reste à faire. On a parfois étudié son auto-écologie, c'est-à-dire ses rapports avec le milieu, ses limites de tolérance et ses préférences vis-à-vis des facteurs écologiques, ainsi que l'action du milieu sur sa physiologie et son comportement. Il reste cependant à faire toute la synécologie humaine, c'est-à-dire les rapports des hommes entre eux dans leur milieu». N'est-ce pas annexer à l'écologie ce qui ne lui appartient pas (sinon au titre de bon voisinage) : l'éthologie, la sociologie, voire la politique ? Se limiterait-on à parler d'autécologie à propos du Rouge-gorge (au dimorphisme sexuel quasi nul) et oserait-on qualifier de synécologie l'étude d'une ruche, sous prétexte qu'y coexistent, et y collaborent, reine, ouvrières et bourdons ? Dans une ville pourtant, chacun de nous est — plus ou moins certes — simultanément producteur ou consommateur des mêmes «biens», pris au sens large : fluides, nourriture, espaces verts, transports, information, etc...

Réaffirmons donc que l'un des fondements de l'écologie (naturaliste) réside dans l'énorme complexité des écosystèmes, le fonctionnement d'une rhizosphère — par exemple — étant bien plus subtil que celui de nos réseaux d'égouts ou d'adduction ou au jargon qui ont tant fait pour discréditer une certaine sociologie : «Les mégapoles modernes constituent un anthropo-type artificiel, technique, où des myriades d'interactions entre individus et groupes constituent une anthropo-cénose. L'union des deux constitue un écosystème proprement social, l'écosystème humain» (Edgar MORIN, cité p. 12, n° 64-65).

— On doit ensuite reconnaître — sans creuser pour autant un divin fossé entre nous et le reste du monde vivant — que notre espèce est, pour son bonheur ou son malheur, dotée d'une «dimension biologique» originale, celle de la conscience et de la volonté. Les marxistes ne nous démentiront pas, même si les attendus de leur argumentation paraissent aujourd'hui rien moins que naïfs : «Dans la nature, ce sont uniquement des facteurs inconscients et aveugles qui agissent les uns sur les autres et c'est dans leur jeu changeant (sic!) que se manifeste la loi générale. Au contraire, dans l'histoire de la société (humaine), ceux qui agissent sont exclusivement des hommes doués de conscience, agissant avec réflexion ou avec passion et poursuivant des buts déterminés ; rien ne se produit sans dessein conscient (re-sic !), sans fin voulue» (Fr. ENGELS).

Au contraire, dirons-nous, c'est parce que les espèces végétales et animales jouent pleinement et loyalement les règles (même complexes et encore bien imparfaitement connues) du jeu mésologique et biocénétique, qu'il peut exister une

science écologique. A l'encontre, l'homme «triche» en permanence, la ville étant même, à la réflexion, l'expression suprême de notre volonté «anti-écologique» d'espèce (**): concentrer les individus au-delà de toute logique énergétique, abolir les extrêmes et les rythmes climatiques (que sont donc l'éclairage et le chauffage domestiques, sinon une négation du milieu ambiant originel ?), baser les «échanges» sur le téléphone, la télévision, l'argent (qui exigent ou créent de nouveaux comportements, mettant en défaut nos réflexes fondamentaux), qu'est-ce donc, sinon s'éloigner de la nature et construire la règle sur l'arbitraire ? Et si chaque espèce peut être caractérisée par sa niche écologique, le propre de l'homme n'est-il pas de varier ce thème à l'extrême, ce que rend possible notre extraordinaire adaptabilité comportementale ?

La même erreur serait donc ici commise, qui consista à accoler le nom de sciences à ceux d'histoire, d'économie ou de politique, si nous rangions dans l'écologie l'ensemble des pratiques arbitraires et imprévisibles dues à l'extraordinaire plasticité de notre psychisme. Est-il possible, et même souhaitable, que celui-ci soit un jour connu, et maîtrisé, au point que l'homme devienne (enfin ?) un animal raisonnable relevant du déterminisme scientifique ? La question déborde évidemment le présent cadre de réflexion.

— Enfin, si l'on est en droit (nous l'avons d'ailleurs fait, après bien d'autres : Combat-Nature, 1983, N°56, pp. 27-29 : «L'écologie, du naturel à l'urbain») de souligner à quel point la structure de la ville évoque celle de diverses entités biologiques : la cellule par exemple, la démarche doit être prudente et critiquer ses propres racines.

Certes, la cellule et la ville ont en commun de posséder une frontière, une limite, plus ou moins définissable et perméable, autorisant des échanges (dans les deux sens) de matière et/ou d'énergie avec le milieu extérieur ; de posséder des structures internes spécialisées assurant les fonctions d'information (son stockage : le noyau et la bibliothèque, sa circulation : le réticulum endoplasmique et le réseau téléphonique ou hertzien), d'élaboration (le chloroplaste et l'usine), de traitement des déchets (le lysosome et la station d'épuration), etc ; et tout ceci, bien qu'à des échelles distantes de 10^9 , en obéissant aux mêmes lois inexorables de la thermodynamique.

Mais, pour utile (pédagogiquement) qu'elle soit, cette démarche n'est valable que superficiellement, dans la mesure où l'écologie (naturaliste) et l'urbanisme peuvent tous deux se réclamer d'une discipline commune, plus générale encore : la systémique. Le risque est que la systémique, attitude «hyperholistique», ne soit qu'un fourre-tout tendant à l'évidence et à la banalité, puisque tout est système évidemment.

La cellule et la ville, mais aussi une forêt ou une locomotive, peuvent en effet être considérées comme «système» : entité délimitée, ayant avec son milieu des échanges significatifs de matière et/ou d'énergie, et présentant (généralement) une structure interne (notion de sous-système) témoignant d'un niveau d'organisation et de l'émergence de fonctions. Mais faire appel à la systémique — ce qui, pour le scientifique du mois, n'est qu'une lapalissade pour toute entité, inerte ou vivante — n'implique pas pour autant que tout système soit un éco-système ! Contentons-nous de parler d'anthroposystème, ou de socio-système, puisque c'est là le trait dominant de l'organisation urbaine.

Enfin, écologie et urbanisme ont encore en commun d'être des disciplines d'interface (entre inerte et vivant) impliquant traitement pluridisciplinaire ; chacune a néanmoins son champ propre, nous l'avons dit.

** LABORIT, cité p. 89 N° 66 du même à juste titre : «L'environnement de l'homme c'est surtout l'homme».

Mais est-ce à dire — pour cesser de « cracher dans la soupe » écologique/écologiste — que parler d'écologie urbaine, quitte à forcer les concepts, soit sans intérêt pratique ? Certes non ! Il convient en effet d'apprendre aux princes qui nous gouvernent les règles d'une saine gestion à moyen et à long terme, qui ne sont souvent — comme les règles de l'écologie — que des manifestations de simple bon sens, dévoyées ou masquées par la cuistrerie de beaucoup de théories ou de faux-savoirs.

Ce n'est donc peut-être pas, à proprement parler, d'écologie qu'ont besoin les responsables de la société urbaine (urbanistes, sociologues, économistes, administratifs), mais d'un rappel à des lois physico-chimiques et biologiques absolues et « incontournables », ordonnées par une démarche holistique et systémique :

— contrairement à ce que prônent les inventeurs de la « Note bleue », la tarification la plus subtile ne peut impunément truquer l'équivalence kwh/calorie, et cacher les effets pervers de la pollution thermique ;

— vouloir peupler un pays de plus d'habitants que n'en peuvent supporter ses ressources spatiales, hydrologiques, alimentaires, énergétiques, ne peut conduire qu'à la crise, à court ou moyen terme ;

— oublier les racines psycho-sociologiques de notre espèce — que ne sauraient masquer les modes et les fausses valeurs — ne peut conduire qu'à des conflits sociaux, raciaux, de générations, ou à amplifier les tendances à la délinquance, petite ou grande ;

— espérer qu'une saine économie puisse se développer à l'infini sur des bases artificielles (les médias, le jeu, la bourse, l'informatique, l'espace, etc) ne peut qu'attirer tôt ou tard de sévères rappels à l'ordre, économiques et humains (dont le chômage, par exemple).

Faire pénétrer de telles vérités dans la tête, et les programmes, de nos dirigeants relève à la limite — comme l'écologie — du bon sens ou, si l'on préfère donner enfin à ce mot galvaudé la dimension qu'il mérite, de l'économie, d'une économie bien comprise intégrant l'espace, le temps, l'énergie... et l'être considéré.

C'est en cela qu'est profondément utile la contribution des auteurs de ces deux numéros spéciaux de la revue *Metropolis*, visant à élaborer de nouvelles règles d'organisation et de fonctionnement à l'échelle du « système-urbs ». Mais la tâche est bien ambitieuse, et « la question (reste) ouverte d'une potentielle trans-discipline, ensemble théorique qui intègre les faits de culture au niveau de la ville, et (soit) source d'un renouvellement profond des politiques urbaines » (Ch. GARNIER, N°64/65, p. 5).

Nous donnons ici, à titre documentaire, le sommaire des deux numéros spéciaux de la revue *Metropolis*.

ÉCOLOGIE URBAINE - I **NOUVEAUX SAVOIRS SUR LA VILLE — N°64/65** Directeur du numéro : Christian Garnier et Philippe Mirenowicz — 4e trimestre 1984

Quand la recherche se cherche	Francis Beaucure Florence Pusey
Le programme MAB — le projet «Établissements humains»	Dr. Claude Leroy
Une perspective historique sur l'écologie urbaine	Bernard Barraqué
Hypothèses et concepts pour une étude d'écologie urbaine	Jean-Marie Legay
Écosystème urbain et psychisme humain	Roger Klaine
Le paradigme écologique et la sociologie urbaine	Maurice Imbert
La notion de Diversité son utilisation en Sciences humaines	José de Félice - Katz
Un autre développement urbain	Ignacy Sachs
Écosystèmes et technologies urbaines	Dominique Drouet
Les observatoires du milieu — Trop tôt ou trop tard ?	Véronique Granger
Formes urbaines et architecturales. Enjeux écologiques et sociaux	Christian Garnier
Interview de Christiane et François Deslaugiers	Philippe Mirenowicz Dr Claude Leroy
Questions de santé	
Climatologie, pollution et consommation d'énergie	Gisèle Escourrou
Strasbourg — Formes urbaines et consommation d'énergie	Dominique Schilling
L'eau, un itinéraire — Entretien avec Jean Sanquer	Christian Garnier Philippe Mirenowicz
L'avifaune	
Un indicateur écologique de l'organisation de l'écosystème	J.-F. Dejonghe
«Chassez le végétal» Entretien avec Paul Jovet et Bernadette Lizet	Ruth Scheps
Bibliographie thématique sur l'écologie urbaine	Philippe Mirenowicz

ÉCOLOGIE URBAINE II **DES VILLES EN ACTION** Directeurs du numéro : Christian Garnier et Philippe Mirenowicz N°66 - 1er trimestre - 1985

Summary	Constantin Stergiddès
Éditorial	Christian Garnier Philippe Mirenowicz
Interview, par par C. Garnier et P. Mirenowicz	Huguette Bouchardeau

EDITORIAL	Christian Garnier
Manifeste pour l'Écologie urbaine	Christian Garnier Philippe Mirenowicz
Interview d'Edgar Morin	Christian Garnier Philippe Mirenowicz

L'environnement dans
la gestion locale

Bernard Barraqué

La prise en compte de
l'environnement dans
les POS

Thierry Hubert

La nature et la ville -
Megazoo et Écopolis,
deux approches du
problème

Jacques Lecomte

Les hommes, la ville,
les canaux
La ZACdu Courghain

Charles Poinset

Caen et les coccinelles

Bernard Servais

Saint-Étienne du Rouvray
Une politique d'environ-
nement contre la crise

Jean Milton
Hubert Wulfranc

L'atelier public de Meylan
Bilan de cinq années
d'activités

Philippe Mirenowicz

Des villes en action :
Bosancón
Toulouse
Marseille

d'après
Paulette Kunstler
Philippe Dufetelle
Antoinette Guillen

Routes et autoroutes
en ville. Une cicatrisation
difficile

Catherine Brimbal

Composition urbaine
et forces naturelles

Anne Whiston Spinn

Grande-Bretagne -
Penser globalement
agir localement

Nicole Novicki-Caupin

Écologiser les politiques
urbaines
L'expérience soviétique

Anna Bystrova
V. Glouchkova

Nouakchott, le désert
surpeuplé
Interview par C. Garnier

Françoise Gaillard
François Heydecker

Démocratiser l'urbanisme
Lexique et réflexions
pour l'avenir

Véronique Granger

Initiatives

Christian Garnier

Pouvoirs locaux :
faire peau neuve

Germaine Ricou

METROPOLIS

8, rue de la Cossonerie
75001 PARIS

Tél : 508 14.27 et 508.51.03

RÉSUMÉS DE THÈSES

Odile GASCHIGNARD-FOSSATI. — Répartition spatiale des macroinvertébrés benthiques d'un bras vif du Rhône ; Rôle des crues et dynamique saisonnière. Thèse de Doctorat soutenue le 6 juin 1986 à l'Université Claude Bernard LYON-I (243 pp. ; 107 fig. ; 18 tab.). JURY : A.L. ROUX ; M. BOURNAUD ; C. LEVEQUE ; B. STATZNER.

La distribution spatio-temporelle des macroinvertébrés benthiques est étudiée dans un bras aménagé du Haut-Rhône français, le Canal de Miribel (département de l'AIN), de novembre 1981 à novembre 1982. Situé en aval d'un barrage de régulation sans réservoir, le secteur d'étude bénéficie d'un débit réservé de 30 m³/s, débit qui peut être brutalement augmenté et atteindre plus de 1000 m³/s en quelques heures. Une rapide synthèse bibliographique concernant les cours d'eau en aval des barrages montre l'importance des modifications du débit sur le milieu physique et les composantes biotiques des secteurs régulés.

La description mésologique d'un transect fait apparaître l'existence de structures transversales permettant la définition de faciès principaux : la rive gauche constituée d'encroûtements, la partie gauche caractérisée par des profondeurs et des vitesses du courant relativement élevées, la partie médiane définie principalement par un sédiment plus hétérogène, la partie droite qui possède un sédiment plus fin et moins profonde et enfin la rive droite caractérisée par la présence d'un chevelu de racines.

L'évolution temporelle s'organise en premier lieu autour de deux pôles saisonniers définis principalement par la température de l'eau et la durée du jour. L'hydrologie intervient secondairement, par l'effet des crues (500 et 1000 m³/s) et de toutes les augmentations de débit.

Une structure faunistique précise correspond à cette description mésologique. La présentation de la répartition transversale des peuplements, réalisée dans un premier temps à partir du nombre de captures par point de prélèvement au cours de l'année (donc en faisant abstraction des dates), permet de dégager les taxons caractéristiques de chaque partie du transect. Les Mollusques (*Ancylus fluviatilis*...) et les Planaires (*Dugesia* spp. ...) sont récoltés au niveau des rives, certains Trichoptères (*Hydropsyche modesta*...) et Éphéméroptères (*Heptagenia sulphurea*...) sont importants au pied des rives, les Oligochètes (*Stylodrilus heringianus*...) dominent dans la partie médiane. Les différences entre la partie gauche et la partie droite du transect sont plus ténues, excepté au niveau des rives qui apparaissent mieux différenciées faunistiquement (*Dreissena polymorpha* n'est notée que dans les encroûtements de la rive gauche). Certains taxons, tels que les Gammarus et les Chironomidae..., sont cependant récoltés dans tous les secteurs du transect.

L'évolution temporelle des peuplements permet de retrouver l'effet saisonnier observé lors de la description du milieu. *Ephemera ignita* se développe en été alors que certains

Hydropsychidae sont surtout hivernaux... L'hydrologie a une action, sous la forme des fortes crues (débits supérieurs à 1000 m³/s) mais aussi par l'ensemble des variations de débit, au niveau des effectifs et en modifiant les répartitions transversales. Ainsi certains taxons peuvent être considérés comme des descripteurs du fonctionnement hydrologique du Canal. Le Trichoptère *Psychomyia pusilla* n'est récolté qu'en l'absence de crue, alors que l'Oligochète *Propappus volki* est noté seulement après une variation de débit.

Les distributions verticales des invertébrés sont décrites au niveau des trente centimètres superficiels du sédiment. Il est ainsi possible de mettre en évidence des modifications de répartition verticale selon les faciès (*Propappus volki*...), les dates de prélèvement (Amphipodes hypogés...) ou les stades de développement des espèces (Gammarus...). L'effet de la durée du débit réservé sur les peuplements semble atténué dans le sédiment, par contre l'impact des fortes crues est perceptible quelle que soit la profondeur.

Après une discussion concernant l'effet des crues dans un bras dont le débit est réglé et une brève synthèse des résultats obtenus, trois concepts importants en écologie (perturbation, succession, colonisation) sont discutés en relation avec les caractéristiques propres aux cours d'eau.

J. FOURNIER. — Contribution à l'étude des Alpes intermédiaires françaises : la Moyenne-Maurienne. Bioclimatologie, groupements végétaux forestiers et impacts humains. Directeur de thèse : J.P. PELTIER. JURY : P. OZENDA (Président), J.P. PELTIER (Rapporteur), L. RICHARD (Rapporteur), B. COUHET (Examineur), S. MARTIN (Examineur). Thèse de 3ème cycle soutenue le 27 septembre 1985 à l'Université Scientifique, Technologique et Médicale de Grenoble.

Il est désormais classique de distinguer, entre Alpes externes et internes, une zone intermédiaire (OZENDA, 1966 et 1985 ; CADEL et PAUTOU, 1982), où se réalise le passage progressif de la végétation préalpine à la végétation intra-alpine.

Cependant, la délimitation et la caractérisation des Alpes intermédiaires restent encore délicates. Le mémoire de J. FOURNIER se propose d'y contribuer en étudiant le secteur médian d'une des vallées les plus remarquables des Alpes du Nord : la Maurienne qui, du fait de sa longueur et de son orientation, constitue un secteur tout à fait privilégié pour mettre en évidence la gradation de caractères.

La première partie est un rapide aperçu des conditions géographiques, hydrologiques et lithologiques de la région. Ces dernières sont particulièrement complexes. Les roches-mères calcaires et siliceuses sont non seulement étroitement intriquées, mais le plus souvent recouvertes de vastes étenues de formations glaciaires et d'éboulis d'origines diverses.

La deuxième partie évoque les pressions agro-pastorales et la pollution fluorée et tente d'apprécier leurs repercussions sur les paysages végétaux dans la vallée. Si la quasi totalité des parties basses des sapinières d'envers n'a pas résisté au fluor, comme en atteste, par exemple, les versants dénudés aux alentours de Saint-Jean-de-Maurienne, ce sont surtout les pressions agro-pastorales qui sont responsables, principalement en endroit, de l'élimination de la forêt.

La troisième partie, très exhaustive, donne les caractéristiques climatiques générales de la vallée.

De part sa situation à l'arrière des hautes chaînes de l'ouest qui interceptent les vents pluvieux, la vallée de l'Arc est relativement sèche. Le pôle de sécheresse se situe dans le coude médian au niveau d'Avrieux (556 mm), mais intéresse aussi une bonne partie de la Moyenne-Maurienne et se prolonge souvent au-delà, jusqu'à Termignon (713 mm). Cette sécheresse rapproche la Maurienne des vallées alpines méridionales, mais la déficience d'humidité constatée n'est pas de type méditerranéen.

L'indice de continentalité hydrique de GAMS confirme l'appartenance de la Moyenne-Maurienne à la zone intermédiaire.

L'étude de la variabilité interannuelle des précipitations à l'aide de la loi gamma incomplète et des calendriers de probabilités (qui représentent sans doute mieux que les valeurs moyennes les conditions auxquelles sont soumis les végétaux) a permis de caractériser les trois secteurs de la vallée par une variabilité particulière durant la période de végétation.

L'analyse des équations de régression liant la température à l'altitude et celle des orothermogrammes confirment le découpage de la vallée en trois secteurs et leur appartenance aux domaines externe, intermédiaire et interne.

La quatrième partie est un essai des caractérisations des groupements végétaux par la température du sol. Le protocole expérimental s'inspire de celui mis au point par l'INRA d'Avignon-Montfavet. Des couples de thermomètres ont été implantés au sein de groupements végétaux divers sur trois transects, pendant les saisons 1983 et 1984. Les résultats, bien qu'ils ne portent que sur deux ans, permettent une première quantification des paramètres thermiques du sol en fonction de plusieurs critères : opposition de versants, durée de la période végétative, altitude, etc.

La cinquième partie présente, étage par étage, les groupements végétaux forestiers de la Moyenne-Maurienne et les compare à ceux de la Basse et Haute-Maurienne. La spécificité biocénotique de chaque secteur, due pour partie à la nature des roches-mères et pour partie à sa position dans la vallée, apparaît surtout au niveau du montagnard.

L'originalité de la Moyenne-Maurienne se marque tout d'abord par la diversité de ses groupements forestiers. Certains sont communs avec la Basse-Maurienne (hêtraie-sapinière aciphile à *Luzula nivea*, par exemple), d'autres avec la Haute-Maurienne (sapinière à *Saxifraga cuneifolia*, par exemple). D'autres lui sont spécifiques ou presque : chénaie pubescente à Erable de Montpellier (appauvrie par rapport aux chénaies pubescentes externes), sapinière à *Valeriana montana*, pinède sylvestre à *Polygala chamaebuxus* (ces deux groupements semblent représenter une forme intermédiaire entre leurs homologues des zones externe et interne), enfin et surtout formations caducifoliées.

En définitive, les Alpes intermédiaires sont avant tout une zone de transition où se chevauchent des groupements qui arrivent à leur limite orientale (chénaies, hêtraies) et occidentale (mélèzes, sapinières et pinèdes sylvestres internes).

Il n'y a aucun doute, le mémoire de J. FOURNIER suscitera auprès des Biogéographes, spécialistes des Alpes françaises, un vif intérêt.

Nassima SADAKA. — « Contribution à l'étude des relations trophiques collembolles-feuilles de chêne vert-micro-organismes ». Thèse de doctorat de troisième cycle, Université de Provence, Marseille, 5 septembre 1986, 136 p. JURY : A. CHAMPEAU, N. BALAGUER-POINOT, G. BONIN, J.P. CANCELA DA FONSECA et J. LE PETIT. Laboratoire d'écologie terrestre. U.A. CNRS 1152. Centre St. Jérôme 13397 Marseille cedex 13.

L'actualité récente montre la fragilité de la forêt méditerranéenne. Son utilisation rationnelle et sa protection passent par la compréhension de son fonctionnement.

La complexité des interrelations entre les différents niveaux d'organisation de l'écosystème amène à utiliser des modèles simples dont on peut contrôler les paramètres. Le rôle non négligeable joué par les microarthropodes dans la dégradation de la matière organique des sols a fait porter le choix sur le modèle : Collembolles — feuilles de chêne vert — micro-organismes, avec focalisation sur les relations trophiques entre ces différentes composantes.

Dans un premier temps, le matériel végétal (des feuilles fonctionnelles encore rattachées aux rameaux, et des feuilles de la litière) qui doit servir de support trophique dans la partie expérimentale de ce travail, a été étudié tant d'un point de vue morphologique, pondéral et histologique, que d'un point de vue qualitatif (analyse et dosage des éléments minéraux et des acides aminés libres et liés contenus dans les feuilles de la litière).

Les composantes du modèle choisi ont été replacées par rapport à l'environnement naturel. C'est ainsi que l'étude de la répartition spatiale et temporelle du Collembol *Onychurus zschokkei* H. (espèce la plus abondante dans la litière de chêne vert) a montré des migrations verticales, en fonction des besoins alimentaires et des conditions de l'environnement ; migrations qui seront expliquées par des expériences de laboratoire. Celles-ci font l'objet de la deuxième partie dont le protocole expérimental a permis d'appréhender les relations trophiques entre :

- Des feuilles de chêne vert (pour quatre états de décomposition),
- Des tanins à différentes concentrations,
- Des micro-organismes (principalement des champignons),

et deux espèces de Collembolles : *Onychurus zschokkei* (excellent matériel d'élevage) et *Folsomia candida* W. (espèce témoin).

Les tests de comportement alimentaire, permettant d'apprécier l'action destructrice des Collembolles sur les feuilles à divers stades d'évolution et de décomposition ont montré que :

1) La consommation des feuilles de la litière est significativement plus grande que celle des feuilles fonctionnelles ; les feuilles de la litière étant d'autant plus consommées qu'elles ont séjourné plus longtemps au sol. Cependant, deux différences ont été observées :

— Les quantités pondérales consommées par *F. candida* sont 2 à 5 fois plus importantes que celles ingérées par *O. zschokkei*.

— Chez *F. candida*, la consommation des feuilles suit une évolution continue, des feuilles de l'état I (feuilles jaunes, épaisses, dures et apparemment pas attaquées) à l'état IV (feuilles brunes, minces, très sèches et très décomposées). Tandis que pour l'autre Collembol, ce sont les feuilles de l'état III (feuilles brunes, minces, sèches et en voie de décomposition) qui sont les plus consommées.

2) Quelle que soit l'espèce considérée, la consommation et l'assimilation des feuilles de la litière par les Collembolles augmentent corrélativement avec l'augmentation de la teneur en acides aminés et en azote total qui résulte principalement de l'action de la microflore sur ces feuilles.

3) Le faible attrait trophique des Collembolles par les feuilles fonctionnelles est expliqué par la présence des tanins, dont les cellules ont été observées sur les coupes histologiques. Ces substances inhibitrices, malgré leur faible concentration sont toxiques pour les Collembolles, notamment au début de l'expérience. Par contre, elles perdent leur pouvoir inhibiteur lorsque la feuille vieillit.

Les collembolles s'attaquent donc préférentiellement à un état de décomposition avancé correspondant à des modifications chimiques et biochimiques, dont la plus importante est relative à la détoxification de feuilles. Celle-ci se réalise en partie par le lessivage et en partie par l'intervention de la microflore qui est dotée d'équipements enzymatiques spécifiques pour dégrader les polyphénols.

L'utilisation d'un modèle expérimental simplifié a permis d'une part de quantifier la consommation du matériel végétal par les Collembolles et d'autre part, de tester l'influence de la qualité de la nourriture sur certains paramètres biologiques contrôlant les populations des deux Collembolles, tels que : le cycle de mue, la fécondité et le taux de survie. En effet, c'est en présence des feuilles les plus dégradées, donc les plus riches en azote, que ces paramètres sont optimisés. Le rendement est cependant plus important pour *Folsomia candida* que pour *Oncychiurus zschokkei*.

Le deuxième volet de la partie expérimentale concerne les relations trophiques entre le Collembolle *O. zschokkei* et certains micro-organismes.

Le Collembolle mis en présence de cultures lavées et séchées de *Pseudomonas* sp. meurt après ingestion de la bactérie. Pourtant cette bactérie est la plus abondante dans la litière et sur les feuilles au stade le plus consommé par les Collembolles ; ce qui pose le problème des substances antagonistes.

Par contre, la confrontation du Collembolle *O. zschokkei* avec 10 champignons isolés des feuilles fonctionnelles et de la litière de chêne vert a permis d'établir une hiérarchisation de la qualité nutritive des souches fongiques utilisées comme substrat nutritif. Il est apparu que certains champignons sont très favorables au développement des microarthropodes, tandis que d'autres le sont moins ou même très défavorables. Toutefois, le rendement des paramètres biologiques pris en compte est beaucoup plus important que celui obtenu avec des Collembolles élevés en présence des feuilles de chêne vert. Ce résultat montre que les champignons constituent une source essentielle de nourriture pour les Collembolles, et qu'en fait ceux-ci ingèrent le matériel végétal plus en raison de sa charge en microflore que pour sa faible résistance mécanique.

Le mécanisme d'intervention des microarthropodes en général et des Collembolles en particulier, dans la décomposition de la matière organique est complexe. La compréhension de ce mécanisme ne peut être totalement appréhendée que si l'on prend en considération 2 points qui s'avèrent indispensables pour définir la place occupée par les Collembolles dans ce processus :

1) Étude de l'équipement enzymatique des Collembolles.

2) Analyse comparative de constituants du matériel végétal (cellulose, lignine, polyphénols, acides aminés) et de la composition microbiologique entre les feuilles consommées, le contenu digestif et les fèces.

Bernard DOCHE. — **Déterminisme et expression cartographique des successions végétales : exemple de l'Aubrac montagnard (Massif central français).** Thèse de Doctorat d'État en Sciences Naturelles, 252 pages dont 5 publications, 26 tableaux, 34 figures, 1 planche photographique, 181 références bibliographiques citées, annexes pédologiques, 3 cartes couleur hors-texte à 1/100.000, 1/25.000 et 1/12.500. Soutenue le 5 décembre 1986. JURY : P. OZENDA, A. NOIRFAISE, A. BAUDIERE, J.F. DOBREMEZ, M. BARBERO, G. PAUTOU. Laboratoire de Botanique et Biologie végétale, U.A. 242 C.N.R.S. — Université Scientifique, Technologique et Médicale de Grenoble.

L'Aubrac montagnard, région naturelle du Massif central français, a été, à partir de 1964, le site de la première grande analyse pluridisciplinaire d'un établissement humain, étude réalisée dans le cadre d'une Recherche Coopérative sur Programme par le Centre National de la Recherche Scientifique. Les objectifs majeurs, qui constituent la trame du mémoire, sont tout à fait complémentaires des travaux effectués par l'équipe pluridisciplinaire ; ils concernent :

— l'analyse floristique, écologique et la cartographie à 1/100.000 des relations homme-milieu végétal sur le territoire de la R.C.P. Aubrac, soit quelque 1.700 km² ;

— l'étude des processus, des mécanismes et des vitesses de substitution des phytocénoses sur granite, dans la série acidiphile du Hêtre ;

— l'établissement d'un document cartographique intégrant les types de successions végétales et les vitesses de transformation des phytocénoses.

La première partie du mémoire, intitulée « Les conditions du milieu naturel de l'Aubrac et des contrées limitrophes », précise la hiérarchie des facteurs écologiques ayant une importance majeure sur la végétation et montre le rôle joué par les différents paramètres dans l'occupation de l'espace par les activités agricoles et pastorales. L'étude de l'évolution endogène des Pinèdes, de la dynamique des landes après incendies, de la filiation entre groupements végétaux et la caractérisation pédologique des formations ont permis de mieux définir les séries de végétation, les relations homme-milieu naturel et de situer, sur les plans floristique et écologique, l'Aubrac dans un ensemble plus vaste, celui du Massif central. Un document cartographique à 1/100.000 synthétise l'ensemble de ces résultats.

Les facteurs lithologiques et édaphiques scindent l'Aubrac montagnard en deux grandes zones floristiques.

1) La couverture végétale du milieu basaltique (ou Aubrac proprement dit) est stabilisée dans son évolution par les activités humaines à tel point qu'il a été impossible de détailler les processus évolutifs. Ce territoire écologiquement homogène, productif, reste le domaine du pâturage bovin intensif ; la monotonie des paysages végétaux en est une conséquence directe. Même dans l'interface pelouse-forêt, rares sont les stades « landes » pouvant être considérés comme stades séquentiels car la pression pastorale est toujours présente. Les Hétraies se rattachent à la sous-alliance du *Scillo-Fagenion* mais par rapport aux Hétraies pyrénéennes et même par rapport à certaines forêts du Massif central plus septentrionales, comme celles du versant sud des Monts-Dore, le cortège floristique est appauvri en espèces eutlantiques montagnardes.

2) Le milieu granitique qui s'étend l'Est aux régions du Gévaudan et de la Margerie est fortement affecté par l'exode rural. L'agencement des paysages végétaux se modifie à l'échelle de la décennie ; deux raisons à cela :

— le processus naturel de recolonisation par la végétation

des terres abandonnées ;

— la remise en activité depuis quelques années de grandes surfaces anciennement exploitées.

Les Hêtraies morcelées, de superficie restreinte, se rattachent à la sous-alliance du *Luzulo-Fagetion*. Cette série acidiphile du Hêtre est avant tout un ensemble complexe de stades séquentiels qui nous a permis d'individualiser plusieurs successions, de préciser le déterminisme et les vitesses de déroulement de chacune d'entre elles

La deuxième partie du mémoire, intitulée : «Déroulement et cartographie des successions végétales dans la série acidiphile du Hêtre» correspondant à une approche globale du dynamisme de la végétation sur terrain granitique, entre 1000 et 1300 m d'altitude. Les compétitions entre les peuplements de *Calluna vulgaris* et de *Pinus sylvestris*, l'impossibilité d'implantation directe de l'essence climacique dans les landes à Callune font la spécificité de ce territoire montagnard sur le plan dynamique.

● L'étude explicative du dynamisme végétal, à l'échelle de la série de la végétation, a été entreprise à travers la réalisation d'une nouvelle génération de cartes à grande échelle dont l'intérêt réside dans le fait que chaque station est située dans son environnement biotique. Le principe adopté consiste à individualiser par une étude diachronique (techniques de la photo-interprétation couplées à la «vérité terrain»), puis à regrouper par les techniques cartographiques toutes les parties d'un territoire sur lesquelles se sont succédés, à la même vitesse et dans un intervalle de temps donné, les mêmes groupements végétaux. Par sa conception, l'établissement du document cartographique apporte donc des informations nécessaires à l'analyse et à l'interprétation phytodynamique. Cette carte qui exprime le dynamisme végétal sous forme de chronoséquences réellement observées a aussi un intérêt prospectif ; elle donne une vision spatialisée des phénomènes biologiques et montre les tendances évolutives de la végétation actuellement en place, ce qui est d'une grande importance dans les milieux à forte déprise agro-pastorale actuelle et ancienne.

L'essai cartographique sur un territoire de 530 hectares (carte monochrome à 1/12 500, *Bull. Ecol.*, 1983, 14 (2), 79-85) a permis l'élaboration d'un document montrant l'évolution de la végétation, entre 1948 et 1982, sur une surface de 70 km² (carte couleur à 1/25 000, *Doc. Cart. Ecol.*, 1983, vol. XXVI, Grenoble, 49-60). Cinquante trois chronoséquences végétales ont été individualisées sur ce territoire. L'utilisation de l'outil cartographique s'est donc avérée d'un grand intérêt sur le plan méthodologique.

● L'envahissement massif des parcelles par la Callune résulte, en général, de la repousse de plants pâturés et d'individus en première installation. La jeune Calluna, non concurrencée par les phanérophytes, subit, en une trentaine d'années, une évolution floristique et structurale endogène, un accroissement de biomasse lié au développement de la population d'Ericacée puis à son envahissement par d'autres ligneux bas comme *Genista pilosa* et *Vaccinium myrtillus*. Ainsi, 30 à 35 ans après l'arrêt des activités pastorales, une phytomasse chaméphytique épigée de 24 à 27 t.M.S./ha sature l'espace horizontal et vertical sur une hauteur de 40 cm ; 50 à 55 % de cette biomasse aérienne est alors compactée dans les dix premiers centimètres au-dessus du niveau du sol. A ce stade, la lande exerce une forte résistance mécanique à la colonisation par les phanérophytes qui, pour des raisons chorologiques et de compétition face aux chaméphytes, n'ont pas pu s'implanter dans les ouvertures de la population vieillissante de Callune. Le dynamisme des phanérophytes n'est pas bloqué mais très fortement ralenti ; l'installation de jeunes plants ne peut se faire que progressi-

vement dans la lande étiolée, à la périphérie et sous les arbres isolés dans le groupement chaméphytique.

En l'absence de colonisation par les ligneux hauts, l'évolution endogène naturelle de ces landes âgées est de type progressive et non cyclique comme en Grande-Bretagne. Si *Calluna vulgaris* est toujours capable, par marcottage, de produire de nouveaux individus, il semble en effet impossible à l'Ericacée de regagner du terrain sur les autres chaméphytes. Dans une lande âgée de 30-35 ans, la phytomasse aérienne de la Callune ne constitue plus que 50 à 75 % de la biomasse chaméphytique épigée totale

Cette succession endogène, individualisée par les Monts d'Aubrac, semble exister sur les plateaux faiblement mamelonnés de l'étage montagnard inférieur du Massif central jusqu'à 1200-1300 m d'altitude. Plus haut, les conditions topographiques, climatiques et la durée de l'enneigement modifient totalement ce type de succession.

L'envahissement simultané de la pelouse par l'Ericacée et le Pin sylvestre constitue les premiers stades de la succession majeure. En moins de 20 ans, le peuplement forestier transitoire élimine la Callunaie qui, sans doute par inhibition racinaire, est capable d'empêcher l'installation directe et le développement du Hêtre. Le déroulement de la séquence est alors fonction de l'implantation de l'essence climacique en sous-bois. Ce sont des causes humaines, pastorales ou chorologiques qui permettent au peuplement de résineux de subsister face à l'envahissement par le Hêtre

● La succession endogène chaméphytique et les premiers stades de la succession majeure représentent les deux extrémités d'une gamme de séquences pouvant se dérouler sur une même parcelle. L'intensité de la compétition entre l'Ericacée et le résineux sera dépendante de la distance séparant les résineux adultes de la parcelle colonisée par la Callune ; quelques exemples sont analysés dans le mémoire.

● Dans la série acidiphile du Hêtre, ces successions ne sont cependant pas exclusives ; en fonction du mode d'exploitation et de l'environnement végétal, d'autres groupements ligneux participent aux processus de cicatrisation du couvert végétal ; le déroulement de ces différentes séquences a également été étudié

● Enfin, le type d'évolution des landes à Callunes de l'Aubrac est comparé à celui d'autres systèmes de landes à Ericacées européennes, mais aussi au développement des populations ou peuplements végétaux capables, par leur forte production de biomasse ou par leur implantation rapide, de ralentir, voire même de bloquer momentanément le déroulement des successions.

L'apport complémentaire de plusieurs disciplines a donc permis d'analyser toutes les successions internes à une même série de végétation ; ce type d'approche de la dynamique végétales et rare car, en général, les travaux se limitent aux stratégies de colonisation d'une surface par une ou plusieurs espèces ou à l'évolution d'un type de groupement végétal.

Françoise ROZE. — **Le cycle de l'azote dans les landes bretonnes.** Thèse de Doctorat d'État es Sciences soutenue le 17 décembre 1986 à l'Université de Rennes, 292 p., 75 fig., 37 tabl. JURY : J. TOUFFET (Président), L. LABROUE, J.C. LEFEUVRE, P. LOSSAINT, F. TOUTAIN, P. TREHEN.

Dans le cadre de recherches sur l'écologie des landes, il était intéressant de caractériser le cycle de l'azote dans une séquence évolutive définie sur des bases phytocologiques.

La connaissance des ressources en azote de ces milieux est un élément à prendre en compte dans une perspective de gestion et d'aménagement des landes. Cette approche, reposant essentiellement sur un travail de terrain, n'a pas pour objet l'étude approfondie des différents processus ; mais elle permet :

- de quantifier les principaux flux d'azote,
- d'évaluer l'importance relative des différents phénomènes,
- de mesurer l'impact des principaux facteurs écologiques,
- d'apprécier le rôle des perturbations les plus fréquentes.

Dans une première partie, est présentée une étude écologique de cette séquence.

Les différents groupements végétaux sont analysés ainsi que leur dynamique d'évolution et leurs modifications liées aux incendies, fréquents dans les landes.

Il est important de connaître, pour chaque station, la biomasse et la production de litière qui jouent un rôle essentiel dans les processus de transfert d'énergie et d'éléments nutritifs entre la plante et le sol.

Une description morphologique des sols des différentes stations est effectuée, à partir de l'analyse de lames minces.

Dans toutes les landes, la décomposition des litières est lente et marquée par l'action importante des Enchytraeides et des Acariens.

Dans la lande haute, l'action des Vers de terre, à tendance épianécique, peut favoriser l'évolution vers les fourrés préforestiers. L'incendie modifie les qualités physiques de ce sol sur plusieurs centimètres. Le passage du feu détruit les organismes de surface mais l'action des Enchytraeides semble accentuée en profondeur.

Les caractéristiques physico-chimiques des sols et des litières montrent que tout au long de la séquence, l'intégration de la matière organique se fait très lentement. Les C/N sont relativement élevés dans l'ensemble des stations. Les pH sont très bas (3,8 à 4,9).

Les mesures de teneurs et dégagement de CO₂ et celle de la cellulolyse se sont avérées de très bons indices de l'activité biologique des sols et ont permis une bonne classification des sols de la séquence. Les expérimentations « in situ » montrent que les litières et les premiers centimètres de sols, sont les plus actifs. Les maximums d'activité sont observés en été et automne et suivent l'évolution progressive de la séquence.

La deuxième partie est une étude des processus de minéralisation et nitrification qui revêtent un intérêt fondamental dans le cycle de l'azote car ils fournissent la plus grande part de l'azote disponible pour la végétation (150 kg/ha/an en lande haute). Cet azote est essentiellement sous forme ammoniacale ; la nitrification nette est très réduite par rapport à la minéralisation nette. Les variations en fonction de la température et de l'humidité sont importantes mais les fluo-

tuations saisonnières sont atténuées par la nature du climat breton, aux pluies régulièrement réparties et aux amplitudes thermiques réduites.

L'effet de différentes litières a été testé sur la minéralisation et la nitrification des sols de landes. Certaines ont une action positive sur l'ammonification nette et sur la nitrification nette, comme celle d'*Ulex europaeus*, de *Quercus pedunculata*, d'*Agrostis setacea* ou de *Molinia caerulea*. D'autres réduisent la nitrification nette comme celle d'*Erica ciliaris* ou de *Polytrichum formosum*. *Polytrichum formosum* est la seule espèce qui inhibe l'ammonification nette.

Globalement l'incendie a un effet négatif sur la minéralisation et la nitrification nettes. Juste après le passage du feu, on remarque une augmentation des teneurs en azote minéral et une stimulation de l'activité ammonificatrice nette, mais, quelques semaines après l'incendie, on assiste à une diminution progressive des teneurs et de l'activité minéralisatrice et nitrificatrice nettes. Durant plusieurs années les valeurs sont nulles ; ce phénomène semble dû à la disparition des micro-organismes. La reprise d'activité est liée à la réapparition de l'Ajone.

Dans la troisième partie, les gains d'azote liés à la fixation et à l'apport par les eaux de pluie sont mesurés ainsi que les pertes par lessivage.

La méthode de la réduction de l'acétylène, nous a permis de mesurer les apports d'azote atmosphérique. En pelouse pionnière, nous mesurons une fixation, de l'ordre de 0,5 kg/ha/an, due à des bactéries libres et à des Cyanophycées ; elle semble dépendre essentiellement de l'humidité. En landes, la fixation varie de 0,5 à 5 kg/ha/an, elle est liée à la présence de Légumineuses. Les variations saisonnières sont dépendantes de la phénologie d'*Ulex europaeus* et d'*Ulex minor*. Les variations journalières suivent l'activité photosynthétique de ces plantes et sont donc en relation directe avec la lumière et la température.

Il ne semble pas que la fixation puisse être inhibée par un excès d'azote minéral, d'autant plus que l'azote nitrifié est très peu abondant dans ces sols. L'apport d'azote par la fixation, même s'il n'est pas très important quantitativement, est essentiel pour l'équilibre de l'écosystème. L'aspect le plus important du point de vue dynamique de la séquence est l'invasion des stations par les Ajones. La prédominance d'*Ulex europaeus* suggère que cette Légumineuse a l'avantage pour coloniser ces espaces ; il s'agirait d'un stade de préparation du sol avant l'installation des non Légumineuses. Le fourré préforestier témoigne d'une activité nitrogénase très réduite. La vitesse d'enrichissement en azote s'abaisse ou s'annule quand le sol tend vers un équilibre climatique.

Les apports azotés par les eaux de pluie incidentes ne sont pas négligeables (8 kg/ha/an) et essentiellement constitués d'azote minéral. En traversant la végétation la pluie s'enrichit en azote organique qui représente une fraction non négligeable des pluviolissivats (32 à 38 % en moyenne sur l'année). Dans les eaux d'égouttement la teneur en azote nitrifié est faible par rapport à celle en azote ammoniacal. Les quantités d'azote ammoniacal apportées au sol sont donc globalement supérieures à celles d'azote nitrifié. La part la plus importante d'azote ammoniacal est apportée en été, les quantités d'azote nitrifié arrivant au sol sont plus élevées en automne qu'aux autres saisons et l'azote organique est surtout abondant dans les pluviolissivats hivernaux.

Les pertes par lessivage sont évaluées à partir de méthodes lysimétriques. Lorsque le volume des eaux de gravité diminue, leur concentration en azote augmente. Cependant il apparaît qu'aux périodes de forte pluviosité les quantités d'azote lessivé sont plus grandes.

Les eaux de pluviolessivage s'enrichissent en azote en traversant le sol ; en automne, les litières fraîches libèrent surtout de l'azote minéral ; en hiver c'est l'azote protéique qui constitue la part la plus importante des pertes. Proportionnellement à leurs teneurs respectives dans le sol, l'azote nitrrique est davantage lessivé que l'azote ammoniacal. La comparaison des charges en azote des eaux de pluviolessivage et des eaux de drainage montre un gain pour l'écosystème relativement important. Les quantités d'azote exportées des litières sont importantes dans le sol ; les quantités exportées diminuent avec la profondeur.

La quatrième partie concerne les bilans dans les différentes stations étudiées et leurs conséquences quant au développement des landes. Les stocks et les flux d'azote sont précisés en fonction des types de landes. Nous tentons de définir le rôle de certains facteurs essentiels dans l'évolution des landes, comme les incendies ou le développement de l'Ajonc.

Les entrées d'azote avec l'écosystème lande se font par les précipitations et par la fixation, elles sont en excès par rapport aux pertes par drainage. Une des caractéristiques du cycle de l'azote dans les landes, réside dans la décomposition très lente des litières, celles-ci demandant plusieurs années ; il se produit un stockage important d'azote au niveau de la matière organique stable. Ce phénomène est un frein au recyclage de l'azote, alors que les apports par les pluies et par la fixation sont les facteurs d'accélération. Au niveau des stades évolués de la séquence la fixation diminue : tant que le palier chimique du taux d'azote n'est pas atteint la fixation est active, à l'équilibre elle ne fait que compenser les pertes.

En lande mésophile, le recyclage se fait moins bien qu'en lande haute bien que la fixation d'azote atmosphérique par *Ulex minor* puisse être efficace.

Les apports d'azote provenant de l'atmosphère (fixation, apports par les pluies), contribuent à long terme à la transformation des landes en forêts. Toutes les perturbations qui provoquent des pertes en azote ou des retards dans son recyclage entravent cette évolution. Ainsi le fauchage, le pâturage ou l'incendie des landes peuvent être utilisés pour une préservation et une meilleure gestion des landes.

Jean ROCHÉ. — Les oiseaux nicheurs des cours d'eau du bassin de la Saône : étude écologique des peuplements le long du gradient amont-aval. Thèse de Doctorat menée à la Faculté des Sciences de Dijon, sous la direction de B. FROCHOT (Laboratoire d'Écologie), soutenue en mars 1986 devant le Jury : MM. BLONDEL J., BOURNAUD M., FERRY C., FROCHOT B., LAURIN B. et LEBRETON J.D. Travail édité par l'Université de Bourgogne. 187 p., 147 fig. et tab.

INTRODUCTION

La recherche ornithologique, particulièrement en France, s'est peu intéressée au cas des rivières. On dispose surtout de travaux d'autoécologie (*Cincla*, *Cinclus cinclus*, Bergeronnette des ruisseaux, *Motacilla cinerea*, Martin pêcheur, *Alcedo atthis*) mais à notre connaissance d'aucune étude de synécologie. En Europe les travaux de DOBROWOLSKI (1964) et LUNIAK (1971) comblent partiellement cette lacune. Mais c'est tout récemment qu'ont vu le jour les premières recherches à l'échelle du cours d'eau dans son ensemble (GORSKI, 1982 ; ROUND et MOS, 1984). Pourtant les problèmes d'écologie en rivière ne manquent pas : connaissance de la biologie des espèces en eau courante et dans les milieux alluviaux, description des peuplements de la rivière et

de ses milieux annexes par exemple. En fait, deux obstacles principaux s'opposent à l'étude des oiseaux le long des cours d'eau : l'hétérogénéité du milieu en un point donné et l'existence d'un gradient amont-aval à une échelle plus vaste. Notre étude aborde le premier point mais s'intéresse surtout au gradient à partir de l'analyse des peuplements d'oiseaux en période de nidification, saison où les exigences des espèces sont les plus marquées.

I — MATÉRIEL ET MÉTHODES

a) Les cours d'eau étudiés

L'étude s'est déroulée dans le bassin de la Saône. Le réseau hydrographique dense présente des cours d'eau variés (par leur régime, leur substrat...) avec des milieux aquatiques dans l'ensemble bien conservés et représentatifs des différents types existants (ripisylves, bras morts, prairies inondables). Trois cours d'eau ont été retenus en vue de caractériser trois situations distinctes : un grand «fleuve» de plaine, la Saône, une grande rivière de montagne, la Loue et son prolongement par le Doubs, une petite rivière de plaine, la Brenne et son prolongement par la Seille. Au total, 675 km de rivière sont étudiés soit environ 4,5 % du réseau hydrographique de Bourgogne-Franche-Comté et 2,7 % du réseau français. La Saône, malgré une amplitude altitudinale faible (250 m) présente une physionomie contrastée entre l'amont et l'aval : torrent coulant sur les grès vosgiens au milieu d'une chenaie-hêtraie près de la source, elle devient 400 km en aval une large rivière envahie de prairies ouvertes inondables. La Loue coule en terrain karstique. Elle reste une rivière rapide mais sa vallée change profondément : les gorges couvertes de forêts feuillues à la source s'ouvrent rapidement sur une vallée bocagère. La Loue inférieure et le Doubs voient se développer des ripisylves à Saules blancs encadrées de grandes zones cultivées. La Brenne perd très vite son caractère torrentiel de la plaine limonreuse de Bresse. Ce régime lent est conservé par la Seille jusqu'à la confluence de la Saône. Ici l'environnement varie peu : bocage à maille dense à l'amont, très lâche à l'aval.

b) Méthodes

L'essentiel de la recherche consistait à décrire le gradient amont-aval. Pour cela, on a employé des dénombrements ponctuels de type I.P.A. (Indices Ponctuels d'Abondance — BLONDEL *et al.*, 1970). En chaque point, situé sur la rive, on a effectué deux relevés du peuplement d'oiseaux en période de nidification (en mars-avril puis en mai-juin) et une description du milieu à l'aide de 40 variables. Au total, 225 I.P.A. ont été réalisés entre 1982 et 1983 : 100 sur la Saône, 83 sur la Loue et le Doubs et 42 sur la Brenne et la Seille. L'échantillonnage de chaque rivière a été systématique et stratifié : systématique pour couvrir toute la longueur du cours d'eau et stratifié (en 4 zones de pentes de plus en plus faibles) pour éviter de sous échantillonner les secteurs torrentiels trop courts. L'espacement des stations variait ainsi de 1 km à l'amont à 4 km à l'aval (moyenne 3,3 km pour les 225 I.P.A.).

Outre l'étude du gradient amont-aval, nous avons abordé la connaissance de l'écologie de diverses espèces à l'aide de deux autres méthodes : les quadrats (5 tronçons de 5 km) ont fourni quelques estimations de «densités» et la descente en canot (350 km) a permis de préciser la répartition géographique, l'abondance, voire la biologie de quelques espèces aquatiques.

II — VUE GÉNÉRALE SUR L'AVIFAUNE DU BASSIN DE LA SAÔNE

L'ensemble des recherches réalisées entre 1982 et 1985 permet de dégager quelques grands traits de l'avifaune du bassin de la Saône. 125 espèces au minimum peuvent être considérées comme nicheuses. Parmi elles, 42 sont rares (elles ont été notées dans moins de 10 % des relevés) et seulement 11 sont communes (50 % au moins des relevés).

Ce peuplement est composé pour deux tiers environ d'oiseaux forestiers (62 %) et pour un quart d'oiseaux aquatiques (25 %), le reste étant constitué d'oiseaux des milieux découverts (7 %) et rupestres (6 %). La forte prédominance de l'avifaune sylvestre est probablement un héritage du passé très forestier de nos régions. Cette composition est peu marquée par les données climatiques. Globalement le bassin de la Saône se trouve au carrefour de 3 influences inégales : une influence continentale largement dominante qui permet à de nombreuses espèces d'origine centre-européenne (Gobe-mouche à collier, *Ficedula albicollis*) ou sibérienne (Gélinotte, *Tetrastix bonasia*, Grive litorne, *Turdus pilaris*...) d'atteindre la région, une influence méditerranéenne faible concrétisée par la présence de quelques espèces en limite d'aire de répartition (Aigrette garzette, *Egretta garzetta* ; Héron pourpré, *Ardea purpurea*), enfin une influence atlantique très faible qui explique le maintien certains hivers de populations sédentaires après une tentative d'installation (Bouscarle, *Cettia cetti*). Cette situation carrefour du bassin de la Saône explique à la fois la richesse de son avifaune et la qualité des espèces parfois «étrangères» qui s'y trouvent réunies.

Par ailleurs, une petite synthèse des informations recueillies (répartition, abondance, parfois reproduction), pour une série de 18 espèces aquatiques particulièrement intéressantes, est donnée.

III — LE COURS D'EAU ET SES HABITATS

Une des difficultés de l'étude des cours d'eau est l'hétérogénéité du milieu. Nous avons envisagé d'abord de décrire les peuplements de chaque habitat considéré isolément et d'en comparer la structure à celle de milieux analogues mais non alluviaux (rivière calme / étang, ripisylve / forêt non inondable et lisière forestière, prairie d'inondation / zone cultivée). Le but recherché est de préciser l'originalité de l'avifaune des habitats associés à la rivière. La méthode a consisté à choisir parmi les 225 I.P.A. effectués un nombre suffisant d'entre eux, dans un secteur à peu près homogène quant à sa physionomie : rivière proprement dite, ripisylve, prairie. Les milieux non alluviaux auxquels ils seront comparés sont décrits par la même méthode des I.P.A. (données prêtées par leurs auteurs : BLONDEL, FROCHOT, PAGES, TOURNIER).

La comparaison de la Saône, dans son cours inférieur, avec les étangs de la Bresse porte sur les seules espèces aquatiques. Elle montre que la richesse en espèces de cette rivière est aussi élevée que celle des plans d'eau eutrophes. En revanche, l'abondance et la biomasse du peuplement, y sont plus faibles. La composition diffère aussi sensiblement par 8 espèces significativement plus abondantes au bord de la Saône.

Le peuplement des ripisylves de la Loue et du Doubs inférieurs est très voisin de celui des forêts de plaine proches traitées en taillis-sous-futaie et plus encore de celui de leur lisière. En moyenne, il est toutefois un peu plus abondant, moins sédentaire et dominé par les espèces des milieux buissonnants. Deux espèces caractéristiques ne s'observent que là

: Bouscarle, *Cettia cetti* et Gorge bleue, *Luscinia svecica*. La comparaison des ripisylves de la Loue et du Doubs à celles du Rhône chautagnard et de Camargue met en évidence un appauvrissement du peuplement vers le sud. Finalement, les ripisylves semblent posséder des peuplements plus variables (dans le temps et l'espace) que ceux des vieilles forêts de plaine. Elles apparaissent donc, au plan des oiseaux, davantage comme des milieux de transition fluctuants que comme des milieux climatiques stables. Avec les falaises sableuses des rives et les grèves, ces habitats anciens, encore peu soumis aux activités humaines peuvent être considérés comme les milieux originels de nidification de nombreuses espèces. Au contraire, les prairies inondables (de la Saône, de la Brenne) présentent des peuplements peu différenciés, très semblables par leur richesse, leur abondance et leur composition à ceux des zones cultivées voisines. Outre, le Courlis cendré (*Numenius arquata*) et le Râle des genêts (*Crex crex*) qui leurs sont spécifiques, on ne trouve là que le Traquet tairier, *Saxicola rubetra* et la Bergeronnette printanière, *Motacilla flava* comme espèces spécialement abondantes. La rareté historique des habitats découverts explique sans doute le manque de spéciation dont ils ont fait l'objet et leur similitude actuelle. Rassemblés le plus souvent en un même point, ces différents habitats contribuent à l'hétérogénéité de chaque station. On a alors réalisé une comparaison globale de la richesse en oiseaux de 5 types distincts d'environnement de la même région (vallée de la Brenne, étangs de Bresse, zones cultivées, lisières forestières et pleine forêt). Avec la méthode des courbes de rarefaction de SANDERS (1968) on montre que les peuplements des cours d'eau et des étangs sont les plus riches, indépendamment de leur abondance. Cette richesse tient non seulement à la diversité des habitats qui les constituent mais aussi à de nombreux effets de lisières.

IV — DE LA SOURCE A L'EMBOUCHURE : UN CONTINUUM

Cette partie traite du cours d'eau pris dans son entier. Nous avons tenté d'abord de vérifier l'hypothèse selon laquelle il existe de la source vers l'embouchure une transformation progressive de la structure des peuplements d'oiseaux parallèle à celle de l'habitat. Une analyse des correspondances pratiquée sur des données de chaque rivière puis sur l'ensemble des rivières nous a permis de confirmer le rôle capital de la distance à la source pour interpréter la répartition des espèces et des stations le long du 1er axe factoriel. Ce gradient ornithologique a pu alors être analysé en détail.

a) La succession d'espèces

L'observateur qui descend la rivière voit le peuplement changer insensiblement. Certaines espèces disparaissent, d'autres apparaissent. Cette constatation recouvre en fait plusieurs notions :

— l'ordre de succession des espèces : il est très voisin sur nos trois rivières, pour les espèces terrestres comme pour les aquatiques. La transformation des habitats s'ordonne donc de la même manière le long de la Saône, de la Loue et de la Brenne.

— le mode de succession : il diffère à l'amont et à l'aval d'une même rivière. Dans le cours supérieur, les espèces ont tendance à se remplacer les unes les autres vers l'aval, au point qu'en parcourant une distance suffisante on verra le peuplement se renouveler complètement. Le Cincle cédera la place à la Bergeronnette des ruisseaux, elle même au Chevalier guignette, puis au petit Gravelot, etc... On a un gradient

par remplacement d'espèces. En revanche, dans le cours inférieur des rivières, le changement s'effectue par apport de nouvelles espèces sans que d'autres disparaissent pour autant. Au peuplement comprenant le Martin pêcheur, viennent s'ajouter progressivement la Poule d'eau, le Grèbe castagneux, la Foulque, le Grèbe huppé, etc. On a un gradient par empiètement d'espèces ;

— la vitesse de la succession : elle diffère selon les rivières. Le long de la Loue, elle est constante. On peut ainsi s'attendre à rencontrer en moyenne une espèce nouvelle tous les 12 km de descente. Le gradient est linéaire. Au contraire, le long de la Saône et de la Brenne, les nouvelles espèces se feront de plus en plus rares. Le gradient est curvilinéaire.

b) Transformation de l'avifaune le long du gradient

Cette succession revêt-elle des caractères généraux au niveau des espèces et des peuplements ? Vers l'aval, les espèces sont de plus en plus grosses, de moins en moins sédentaires et leur reproduction débute de plus en plus tôt au printemps. Le Cincle par exemple est plutôt petit, sédentaire et niche dès le début du mois de mars. A l'opposé, en aval, le Grèbe huppé est un gros oiseau, en grande partie migrateur qui se reproduit en juillet-août (sur la Saône). Tous les cas intermédiaires existent. Les peuplements quant à eux sont de plus en plus riches en espèces vers l'aval et de plus en plus abondants. On assiste de plus à leur diversification : de nouvelles espèces exploitent de nouveaux habitats (grèves, vasières, végétation des rives...) et de nouveaux groupes trophiques apparaissent (insectivores des rives, piscivores, carnivores). La communauté d'oiseaux se complexifie. Quels facteurs sont responsables de ces transformations ? Il n'est pas possible, avec nos données, de les séparer. En effet, les variables de milieu (vitesse du courant, pente de la rivière, largeur, altitude, végétation des rives, etc...) sont pour la plupart fortement corrélées entre elles et seule une combinaison de variables aussi analytiques peut rendre compte de la complexité du gradient. C'est pourquoi, la distance à la source, variable très synthétique explique bien le premier axe factoriel de l'analyse des correspondances.

c) Signification écologique du gradient

Les transformations récentes peuvent-elles s'intégrer dans un schéma cohérent ? Peut-on comparer le gradient amont-aval à une véritable succession écologique ? On distinguera pour cela rivière et vallée.

Nous émettons l'hypothèse que le long des rivières on assiste à une maturation progressive des communautés d'oiseaux : à l'amont, les peuplements pauvres, pourvus de petites espèces, surtout des Passereaux à stratégie reproductrice r — en résumé des peuplements comparables à ceux des stades «jeunes» des successions — laissent place à l'aval à des communautés riches, complexes où les espèces sont plus grosses et se reproduisent plus lentement (stratégie K). Cette maturation des peuplements serait la conséquence d'une eutrophisation progressive de la rivière. L'hypothèse peut être «testée» en comparant nos résultats à ceux issus de sablières en eau ayant évolué librement pendant une dizaine d'années vers un stade proche de l'étang. L'ordre de succession des espèces qui apparaissent au cours des années est corrélé à celui observé sur les rivières (corrélation de rang de 0,54). Certains indices toutefois ne permettent pas une comparaison plus poussée. La sédentarité des espèces qui s'accroît le long des successions écologiques est ici plus élevée à l'amont qu'à l'aval. D'autre part, selon ROUND et MOSS

(1984), la diversité avienne pourrait être plus forte au milieu du gradient qu'à l'aval, ce qui n'est pas le cas dans les successions classiques (successions se déroulant dans le temps). Ces deux «exceptions» non seulement écartent l'idée d'une analogie parfaite entre un gradient amont-aval (spatial) et une succession écologique (temporelle), mais orientent la réflexion vers les relations pouvant exister entre la structure des peuplements et la stabilité des conditions de milieu, conception du gradient développée récemment par VANNOTE *et al* (1980) dans le «River Continuum concept». Dans la vallée, la comparaison peut aussi être tentée. De la forêt à la prairie en passant par la ripisylve et le bocage, on trouve reconstituées mais «à l'envers» les étapes d'une succession forestière.

En résumé, le gradient ornithologique le long d'un cours d'eau est double. Ses deux composantes, gradient de rivière et gradient de vallée, sont relativement indépendantes (peu d'espèces utilisent les deux milieux : hérons arboricoles, canards), de nature distincte (gradient spatial pour le premier, temporel pour le second), de sens inverse.

V — VERS UNE ZONATION ORNITHOLOGIQUE DES EAUX COURANTES

A l'approche fondamentale et continue du gradient, on peut associer une approche plus appliquée. Elle consiste à définir des zones ornithologiques qui résument les modèles d'habitats que l'on peut rencontrer le long d'une rivière. Certainement arbitraire cette pratique du «tronçonnage» présente l'avantage d'attribuer à un secteur de cours d'eau donné un potentiel ornithologique et donc de discuter des écarts au modèle et des objectifs à attendre, dans le cas de restauration de rivière par exemple. Une observation plus fine des résultats de l'analyse des correspondances permet de distinguer le long de la Loue et du Doubs trois ruptures du gradient. Nous proposons alors de définir quatre zones ornithologiques caractérisées par le Cincle (*Cinclus cinclus*) le Chevalier guignette (*Tringa hypoleucos*), la Sterne pierregarin (*Sterna hirundo*) et la Foulque (*Fulica atra*). Ces zones ne sont pas seulement analogues à celles définies par HUET (1949) pour les poissons — zones à Truite (*Salmo trutta*) à Ombre (*Thymallus thymallus*), à Barbeau (*Barbus barbus*) et à Brème (*Abramis brama*) — leur extension est aussi très semblable si on les compare aux données ichtyologiques de VERNEAUX (1973) sur ces mêmes rivières. Les neuf biocénotypes décrits chez les Invertébrés par cet auteur fournissent un découpage plus fin mais conciliable avec les zones ornithologiques. Notre schéma de zonation s'applique aussi à la Saône et nous pensons qu'il pourrait l'être à de nombreux autres grands cours d'eau.

VI — LES EFFETS CLIMATIQUES PARTICULIERS

Une série de 21 I.P.A. réalisés pendant trois années consécutives aux mêmes lieux permet de suivre l'évolution de l'abondance des espèces et des peuplements. Les effets des «accidents» climatiques (crues du printemps 1983, vague de froid de janvier 1985) ne paraissent pas très marquants à court terme (sauf pour quelques espèces bien connues). De plus, il est difficile de séparer leur influence respective qui s'ajoute d'une année à l'autre. Un suivi à plus long terme est en cours.

En conclusion, par l'originalité et la richesse de leurs peuplements ainsi que leurs variations dans le temps et dans

l'espace, les cours d'eau fournissent un terrain de recherche très fertile. L'étude des communautés d'oiseaux nicheurs y soulève de nombreuses questions d'écologie fondamentale et appliquée telles que la nature des relations entre structure des peuplements et physionomie du milieu, stratégie des communautés et dynamique fluviale. Elle rejoint les problèmes posés par l'étude des Invertébrés et des Poissons et contribue en particulier à préciser les concepts d'hétérogénéité et de gradient d'habitat.

BIBLIOGRAPHIE

- BLONDEL (J.) *et al.*, 1970. — La méthode des Indices Ponctuels d'Abondance (I.P.A.) ou des relevés d'avifaune par «stations d'écoute». *Alauda*, 41 : 55-71.
- DOBROWOLSKI (K.A.), 1964. — Studies on ecological adaptation of birds of the Vistula river. *Ekol. Pol. ser. A*, 12 (33) : 615-651.
- GORSKI (W.), 1982. — The breeding avifauna in the valleys of the river of the Pomeranian coast. *Acta zool. Cracov.*, 26 (1-7) : 95-148.
- HUET (M.), 1949. — Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. S. Hydrol.*, 11 (3-4) : 322-351.
- LUNIAK (M.), 1971. — Birds of the middle reaches of the Vistula river. *Acta orn. wars.*, 13 : 17-113.
- ROUND (P.D.) et MOSS (M.), 1984. — The waterbird populations of three Welsh rivers. *Bird study*, 31 : 61-68.
- SANDERS (H.L.), 1968. — Marine benthic diversity: a comparative study. *Am. Nat.*, 192 (925) : 243-282.
- VANNOTE (R.L.) *et al.*, 1980. — The river continuum concept. *Can. J. Fisch. Aquat. Sci.*, 37 : 130-137.
- VERNEAUX (J.), 1973. — Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs, Essai de biotypologie. Thèse Ann. Scient. Univ. Besançon, 257 p.

ANALYSE D'OUVRAGE

M.J. MITCHELL, J.P. NAKAS. — *Microfloral and Faunal Interactions in Natural and Agro-Ecosystems*. Martinus Nijhoff, Dr. W. Junk Publishers, 500 pages.

Dans cet ouvrage rédigé par onze auteurs ou groupes d'auteurs, l'objectif des éditeurs était d'analyser l'état actuel des connaissances concernant les interactions microflore-microfaune suivant la combinaison de deux approches. L'une, une approche systématique considère le rôle du sol dans les écosystèmes naturels et agrosystèmes avec une dimension spatio-temporelle, une place importante étant consacrée aux déséquilibres et aux successions. L'autre approche plus analytique décrit des processus essentiels dans les interactions entre organismes ou bien des données intéressantes récentes. Tout au long de l'ouvrage, mais en particulier dans le chapitre, les auteurs tentent de synthétiser ces deux approches au niveau de la modélisation.

Le chapitre I de O.W. HEAL et J. DIGHTON est consacré aux cycles des éléments minéraux et à la décomposition dans les écosystèmes naturels terrestres. Un accent particulier est mis sur les variations spatiales et temporelles du sol comme réservoirs d'éléments dans les successions primaires et secondaires et la réponse des organismes du sol en termes d'interaction aux stress et aux perturbations. Le chapitre est illustré à partir d'exemples pris essentiellement dans les écosystèmes boréaux.

Le chapitre II de N.G. JUMA et W.B. Mc GILL concerne la décomposition et le cycle des éléments dans les agrosystèmes. Le chapitre présente un inventaire assez complet des variations de la teneur en matière organique totale des sols due à la mise en culture et aux systèmes culturaux sous différentes conditions bioclimatiques. Il analyse ensuite la minéralisation globale de C et N des constituants organiques du sol : végétaux, microbiens et humiques. Les résultats de

différents types de fractionnement sont discutés. Le chapitre se termine par la présentation de deux modèles qui décrivent les cycles de C et N dans les agrosystèmes.

Le chapitre III présenté par R.G. BURNS et J.P. MARTIN traite de la biodégradation des résidus organiques. Il examine la structure physique et chimique des matériaux végétaux, animaux, microbiens et humiques du sol. Un accent particulier est mis sur les mécanismes enzymatiques responsables des transformations et sur le rôle des constituants minéraux.

Le chapitre IV de A.J.M. SMUCKER et G.R. SAFIR concerne les interactions racines-microorganismes. L'essentiel de cette partie est consacrée à la quantification de l'allocation du carbone assimilé par la plante vers les racines en particulier en termes de réactions physiologiques de la plante vis-à-vis des facteurs du milieu. Une autre partie du chapitre est consacrée aux mycorrhizes.

Le chapitre V de M.S. SMITH et C.W. RICE est intitulé : rôle des microorganismes dans le cycle de l'azote du sol. Les auteurs considèrent essentiellement la dénitrification, la nitrification et la fixation de N atmosphérique. Les différents taxons sont passés en revue en terme de réponse aux facteurs du milieu. La description de la fixation symbiotique est axée sur les interactions spécifiques entre *Rhizobium* et la surface racinaire.

Dans le chapitre VI, J.P. NAKAS analyse le rôle de la microflore dans le cycle du soufre dans les milieux terrestres. Après une analyse du cycle du soufre, l'auteur décrit ses formes organiques et minérales ainsi que leurs transformations. Une partie du chapitre concerne les articulations des cycles de S, C et N et leur incidence sur la disponibilité des éléments.

Le chapitre VII présenté par D.C. COLEMAN concerne

les interactions microflore-microfaune et leurs implications sur les processus du sol, le cycle des éléments et la nutrition minérale des plantes. Les interactions sont considérées au niveau de la chaîne trophique et au niveau des microsites du sol. Les exemples cités décrivent des modèles expérimentaux en microcosmes et des expériences au champ avec exclusion de groupes d'organismes.

Les chapitre VIII de J.F. CURRY est consacré aux effets de pratiques culturales sur les décomposeurs et les processus de décomposition en milieu herbacé. L'auteur analyse les effets des prélèvements par les herbivores, la fauche, les amendements minéraux et organiques, etc. ainsi que l'impact des herbicides.

D.W. FRECKMAN, K. CROMACK, J.R. et J.A. XAL-
LWORK présentent un chapitre IX intitulé données récentes en biologie quantitative du sol. Des techniques récentes d'isolement, d'identification et de quantification de taxons spécifiques ou de groupes fonctionnels sont présentées. Les auteurs analysent des expériences destinées à provoquer des changements dans la structure biotique du sol et examinent les conséquences sur les processus de décomposition et le cycle des éléments.

Enfin dans le dernier chapitre, H.W. HUNT et W.J. PARTON, présentent une analyse critique des possibilités, des limites et des perspectives en matière de modélisation des interactions entre microorganismes du sol.

En définitive, ce livre d'une grande diversité va de l'analyse des successions de systèmes à l'examen de mécanismes fins tels que les transformations des composés organiques au niveau moléculaire. Bien que le fil conducteur, c'est-à-dire les interactions microfaune-microflore ne soit dans certains chapitres pas toujours évident, dans l'essentiel du livre les processus analysés sont fondamentaux en termes d'interaction. On saisit à la lecture de cet ouvrage la nécessité d'intégrer les phénomènes interactifs entre organismes du sol dans les transferts d'éléments et d'énergie. Cette approche plus explicative à des niveaux de résolutions plus fins constitue une suite logique aux recherches plus globales sur la décomposition, la minéralisation nette ou l'humification. Mais ce livre met également en évidence les difficultés auxquelles se heurtent l'analyse de ces systèmes complexes

P. BOTTNER



INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Le *Journal d'Éthologie* est publié sous les auspices des sociétés de la Société française d'Éthologie, société qui rassemble des auteurs diversifiés et se veut ouverte à toutes les tendances. Tous les articles sont soumis à un comité de lecture.

Les auteurs de communications à l'occasion d'un colloque, d'un séminaire ou d'un congrès, sont invités à soumettre leurs manuscrits à la revue. Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture. Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

Les manuscrits doivent être envoyés à l'éditeur, 11 rue de la Harpe, 75005 Paris, 15 jours avant la date de la séance de lecture.

SOCIÉTÉ PUBLIQUE

11 rue de la Harpe, 75005 Paris
Tél. 01 42 55 55 55
Fax 01 42 55 55 55

11 rue de la Harpe, 75005 Paris

TABLE DES MATIÈRES

Page	Page	Page	Page
FRANCIS J. AYER	100	100	100
FRANCIS J. AYER	100	100	100
FRANCIS J. AYER	100	100	100
FRANCIS J. AYER	100	100	100
FRANCIS J. AYER	100	100	100

Le Directeur de la Publication : P. BLANDIN

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquettisme, Ch. L'HÉRITIER - COMPO-SCIENCE, 34270 Les Matelles
Impression TECHNICO-OFFSET — Imprimé en France.
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Le **Bulletin d'Ecologie** ne publie que les travaux des membres de la Société d'Ecologie ; seuls les manuscrits des auteurs en règle avec le trésorier seront examinés. Tous les articles seront soumis à un comité de lecture.

Les manuscrits, soignés dans le fond et dans la forme, seront fournis en **trois exemplaires** sous leur forme définitive ; ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles $21 \times 29,7$ avec double interligne et marge de 5 centimètres. Ils devront être préparés en tenant compte de la présentation générale du **Bulletin d'Ecologie**. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

Le titre ;

Le nom de l'auteur (ou des auteurs) avec le prénom en entier ;

L'adresse complète ;

Le résumé en français et le summary en anglais, d'une dizaine de lignes chacun au maximum. Les résumés devront indiquer s'il s'agit d'une mise au point ou d'un travail original, et dans ce dernier cas contenir les principaux résultats nouveaux qui seront apportés ;

La traduction en anglais du titre de l'article ;

Les mots-clés : liste succincte de mots significatifs ;

Une proposition de « titre courant » ne dépassant pas une quarantaine de signes ;

Le texte proprement dit avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et la mention dans la marge, au crayon, des passages qui peuvent être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée à l'exception des noms latins des organismes qui seront soulignés d'un trait et de ceux des auteurs qui seront soulignés de deux traits.

Les tableaux devront être présentés dactylographiés d'une façon correcte afin de pouvoir être clichés directement par l'imprimeur. Ils seront numérotés de 1 à n (en chiffres romains) et munis chacun d'une légende. Les légendes des tableaux seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, numérotée de 1 à n devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin d'Ecologie**. Les dessins originaux seront fournis (et non des photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40×30 cm et être envoyées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée sera indiquée au crayon. Les photographies seront numérotées et légendées avec les figures. Les légendes de toutes les figures seront dactylographiées à la suite sur des feuilles séparées.

La bibliographie sera présentée conformément au modèle que l'on peut trouver dans le **Bulletin d'Ecologie**. Les titres des revues et les titres des livres ou des thèses seront soulignés d'un trait.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la demande de tirés-à-part. **Aucune correction d'auteur ne sera acceptée.** Seules les erreurs typographiques devront être corrigées. Toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Si les épreuves ne sont pas retournées dans les délais impartis elles seront corrigées par les soins de la rédaction, ou bien la parution de l'article sera retardée.

Les résumés de thèses devront être dactylographiés selon une présentation que les auteurs peuvent connaître en consultant le **Bulletin d'Ecologie**.

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes indiquées ci-dessus seront retournés à leurs auteurs.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR 1988

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	60 F	220 F	280 F
AUTRES PAYS	60 F	290 F	350 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	30 F	105 F	135 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 4 %	T.T.C.
FRANCE	442,30 F	17,70 F	460 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	403,85 F	16,15 F	420 F
ÉTRANGER	466,35 F	13,65 F	480 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	418,27 F	16,73 F	435 F

IMPORTANT : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE**.

9 NOV. 1987

